OSTWALD'S KLASSIKER
DER EXAKTEN WISSENSCHAFTEN



Nr. 154

Physiologische Untersuchungen

über die Beweglichkeit der Pflanzen.

von

Henri Dutrochet.

(1824.)

...E VERLAGSGESELLSCHAFT
M. B. H.
...N LEIPZIG




LANE
MEDICAL
LIBRARY
SEAL OF THE LELAND STANFORD JUNIOR UNIVERSITY
SEMPER VIRENS
1885

Physiologische Untersuchungen
über die Beweglichkeit der Pflanzen und der Tiere

von

Henri Dutrochet
(1824)

Übersetzt und herausgegeben

von

Alexander Nathansohn

Mit 29 Textfiguren.

Leipzig
Verlag von Wilhelm Engelmann
1906

Physiologische Untersuchungen über die Beweglichkeit der Pflanzen und der Tiere.

Von

Henri Dutrochet.

Einleitung[1].

Jeder Organismus vermag unter dem Einflusse gewisser äußerer Faktoren bestimmte Veränderungen zu erfahren, die an das Leben geknüpft sind. Empfindung nennen die Physiologen diese Fähigkeit, diese Lebenseigenschaft, die den Einfluß äußerer Bedingungen auf das Lebewesen vermittelt. Was wir »empfinden« nennen, kann man kaum definieren; jeder weiß aus eigener Erfahrung, was es ist. Die Empfindungen geben uns das Bewußtsein unserer Existenz; durch sie besitzen wir ein »Ich«; und wenn wir an einem Lebewesen sichere Anzeichen dafür bemerken, daß es sich seiner Existenz bewußt ist, dann können wir, darauf hin allein, behaupten, daß es Empfindungsvermögen besitzt; wir sind anderseits berechtigt, ihm diese Eigenschaft abzusprechen, sobald bewiesen ist, daß es von seinem individuellen Dasein kein Bewußtsein besitzt. In dieser Lage befinden sich die Pflanzen. Niemand wird, denke ich, ihnen ein »Ich« zusprechen wollen und damit zugleich Empfindungen; und doch lassen sie durch Bewegungen unter dem Einfluß gewisser äußerer Bedingungen erkennen, daß bei ihnen ein Vorgang sich abspielt, der dem »Empfinden« der Tiere verwandt ist. Die Physiologen der *Bichat*schen Schule rechnen diese Erscheinungen zu den Äußerungen der Empfindlichkeit, die dieser Forscher organische nennt, einer Empfindlichkeit besonderer Art, die nicht die Quelle von Empfindungen bildet, und die in gleicher Weise in den inneren

Organen der Tiere vorhanden ist. Die Unterscheidung der beiden Gruppen von Lebensprozessen, die *Bichat* bei den Tieren macht, nämlich zwischen »animalem« und »organischem Leben«, ist bekannt. Nach diesem Physiologen besitzt jede dieser beiden Gruppen ihre Empfindlichkeit für sich: doch die animale Empfindlichkeit allein ist die Quelle von Empfindungen; die organische löst keine aus. Wenn man nun behauptet, daß bei der Fnnktion der organischen Empfindlichkeit die Empfindung sich auf den unmittelbar betroffenen Teil beschränkt, so folgt daraus ohne weiteres, daß in diesem Teile individuelle Empfindnngen und ein besonderes »Ich« vorhanden sind. Der Körper eines Tieres wird auf diese Weise zu einem Komplex von Wesen mit eigener Empfindung, mit besonderen Neignngen und Abneigungen. Diese Lehre hat ohne weiteres die Vorstellung von einem besonderen »Ich« im Gefolge, von einem besonderen Willen in jedem Organ. Offenbar ist diese ganze Vorstellung unznlässig. Man kann doch wirklich nicht sagen, daß Organe, die nie eine Empfindung erzeugen, Empfindungsvermögen besitzen; und doch führen die inneren Organe der Tiere Bewegungen unter dem Einflusse äußerer Ursachen aus; sie besitzen dennoch eine Lebenseigenschaft, die den »Empfindnngsvermögen« entspricht. Diese Widersprüche in den Schlnßfolgerungen zeigen, daß in der Physiologie der Ausdruck »Empfindungsvermögen« nicht am Platze ist. Man muß dieses Wort ausmerzen, weil es nur an rein geistige Dinge erinnert, und es durch einen Ausdruck ersetzen, der auf die lediglich materielle Natur der in Rede stehenden Erscheinungen hinweist: dann werden alle Schwierigkeiten in dieser Richtung verschwinden. Wir können einen Ausdruck finden durch Untersnchung der Art und Weise, in der unsere Empfindnngen entstehen. Die äußeren Einflüsse erzeugen bei der Auslösung von Empfindnngen eine Veränderung irgendwelcher Art an den Organen, auf die sie wirken. Die Folge davon ist eine Bewegung bestimmter Art: das Organ »bewegt sich«. Das Wesen dieser Bewegung kennen wir nicht, aber ihr Vorhandensein ist trotzdem nicht zu bestreiten. Diese Bewegung wird durch die Nervenbahnen dem Gehirn übermittelt, welches der einzige Sitz des »Ich« und mithin der Empfindungen ist. Diesen Bewegungsvorgang, der in den Sinnesorganen unter dem Einfluß äußerer Faktoren erzeugt wird nnd sich in den Nerven fortpflanzt, nenne ich »Nervimotion« und die Fähigkeit, mittels deren sie statthat, »Nervimotilität«[1]). Die Außenbedingungen, die die

Nervimotion auszulösen imstande ist, nenne ich »nervimotorische Einflüsse«. Die Nervimotion ist eine rein physikalische Erscheinung. Stets geht sie dem psychischen Vorgang der Empfindung voran, aber nicht immer hat sie diesen im Gefolge: z. B. besitzen unsere inneren Organe Nervimotilität, sie erfahren »Nervimotion«; aber daran schließt sich keine Empfindung, wie etwa bei unseren äußeren Organen. Das hängt mit besonderen verborgenen Einrichtungen des Lebens zusammen; hat man diese Unterscheidnng zwischen psychischen und physischen Erscheinungen klar ausgesprochen, dann wird die Lehre vom Leben einfach und leicht; ja, sie kann sogar zur exakten Wissenschaft werden. Es war ganz unmöglich, messende Methoden anzuwenden auf die Empfindlichkeit und die Empfindung, während Nervimotilität und Nervimotion dem Maße zugänglich sind, wie alle physischen Erscheinungen. Ich wiederhole: nur dadurch, daß man aus der Physiologie alle Ausdrücke entfernt, die an Psychisches erinnern, wird man es möglich machen, neuen Fortschritten den Weg zu bahnen. Das Wesen der Empfindlichkeit und der Empfindung ist unserer Forschung völlig unzugänglich. Unser Empfindungsvermögen ist die Eigenschaft, mittels deren wir Bewnßtsein haben; wir können daher unmöglich sie selbst erforschen. Es läuft also jedem gesunden Verstande, jeder vernünftigen Philosophie zuwider, im Rahmen einer empirischen Wissenschaft, wie die Physiologie, Vorgänge untersuchen zu wollen, die sich notwendigerweise unserer Erforschung entziehen. Das Studium der Empfindungen und der Empfindlichkeit gehört einzig und allein der Psychologie an.

Das Leben, als physikalische Erscheinung betrachtet, ist nichts anderes als Bewegung; der Tod ist deren Ende. Die lebendigen Wesen lassen uns mehrfache Art dieses Bewegungsvermögens erkennen: voran die »Nervimotilität«, die Fähigkeit, unter dem Einflusse äußerer Ursachen der »nervimotorischen Kräfte« bestimmte Änderungen ihres Wesens zu erfahren. Diese erste, unsichtbar bleibende Bewegung ist die Quelle der sichtbaren Bewegungen, die lebende Organe ausführen. Die Fähigkeit, diese Bewegungen auszuführen, die eine Ortsveränderung des Organs im Gefolge haben, kann man »Lokomobilität« nennen; sie weist zwei entgegengesetzte Bewegungsformen auf: die Kontraktion und Schwellnng. Alle diese verschiedenen Arten des Bewegungsvermögens knüpfen sich an eine allgemeine Fähigkeit, die ich mit dem Worte »vitale Motilität« bezeichne. Sie ist nichts anderes als das Leben selbst.

Die vitale Motilität läßt uns bei allen Wesen die gleichen grundsätzlichen Erscheinungen erkennen. Überall gibt es »Nervimotilität« und dementsprechend »Nervimotion« unter dem Einflusse nervimotorischer Kräfte. Überall gibt es »Lokomotilität« oder die Fähigkeit, die Stellung der Teile zu verändern. Pflanzen lassen ebenso gut wie Tiere diese beiden Arten von Bewegung erkennen. Aber sie sind bei ihnen weniger kräftig, weniger entwickelt. Nur bei wenigen Organismen vermögen Organe rasche, plötzliche Bewegungen auszuführen, die, wie z. B. bei der Sinnpflanze durch die Ähnlichkeit mit tierischen Bewegungen in Erstaunen setzen. Aber alle Pflanzen besitzen die Fähigkeit, ihren Organen bestimmte Richtungen zu geben, und diese Fähigkeit steht in Zusammenhang mit den allgemeinen Gesetzen der »vitalen Motilität«, wie sich im Laufe dieser Arbeit ergeben wird. Das Studium der Gesetze der »vitalen Motilität« stößt bei den Tieren auf fast unüberwindliche Schwierigkeiten, infolge der äußersten Mannigfaltigkeiten der Ursachen — äußeren wie inneren —, die auf den Zustand dieser Eigenschaften von Einfluß sind. In dieser Hinsicht vereinfacht sich die Untersuchung in hohem Maße bei den Pflanzen, und wahrscheinlich wird man ihnen allein die Lösung der Grundprobleme des Lebens verdanken. Die Geheimnisse dieser Wissenschaft finden sich überall im Reiche des Lebendigen; kein Wesen und auch keine Klasse von Wesen liefert für sich die Mittel, sie alle aufzuklären. Der Physiologe muß sich also an alle Lebewesen ohne Ausnahme wenden: jedes wird ihm ein Wort zu sagen wissen; jedes wird vor seinen Augen ein Stück des Schleiers lüften, mit dem die Natur ihre Geheimnisse bedeckt; und die Gesamtheit dieser Untersuchungen wird zur völligen Erkenntnis der Lebenserscheinungen führen.

I. Beobachtungen über die Anatomie der Pflanzen und besonders über die Anatomie der Sinnpflanze[2]).

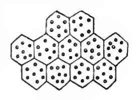
Die Pflanzenanatomie, die mit größter Sorgfalt von den geübtesten Beobachtern studiert worden ist, ist sicherlich an der Grenze angelangt, die durch die angewandten Untersuchungsmittel gesteckt ist. Was könnte man auch Neues von der mikroskopischen Untersuchung der Pflanzenorgane nach den Untersuchungen der *Leuwenhoek*, *Grew*, *Malpighi*, *Hedwig* erwarten? was nach den neueren Forschungen von *Michel*, *Link*, *Treviranus* und anderen? Man sollte meinen, daß nach solchen Beobachtern nur wenig noch zu tun ist, wenn man nicht neue Untersuchungsmethoden erfindet. Jetzt von dieser Wahrheit überzeugt, habe ich durch zahlreiche Versuche danach gestrebt, die Pflanzenanatomie zu erleichtern, und dies ist mir auch durch ein ziemlich einfaches Mittel gelungen. Das größte Hindernis, das die Natur dem Studium der inneren Organe der Pflanzen in den Weg legt, ist keineswegs deren Kleinheit; es ruht in der Schwierigkeit, diese kleinen Organe voneinander zu sondern, um sie getrennt zu untersuchen. Ihr festes Aneinanderhaften macht diese Trennung fast unmöglich; außerdem sind diese Organe größtenteils undurchsichtig, was die Schwierigkeit der mikroskopischen Beobachtung erhöht. Ich habe verschiedene Mittel versucht, diesem doppelten Übel abzuhelfen, und ich habe eins gefunden, das den erstrebten Erfolg vollständig erreichte. Ich bringe ein Stück des zu untersuchenden Pflanzenteils in ein Gläschen mit Salpetersäure und tauche dieses Gläschen in siedendes Wasser. Durch diese Behandlung verlieren die Teile des Gewebes ihren Zusammenhang und werden durchsichtig, was ihre Untersuchung außerordentlich erleichtert. Gleichzeitig füllen sich die Tracheen und die anderen Gefäße mit Gas, was ihnen unter dem Mikroskop ein ganz eigenartiges Aussehen verleiht und ein neues Hilfsmittel für die Behandlung darstellt. Selbstverständlich darf man diese Untersuchung nicht zu weit treiben, denn sonst würde dadurch das Gewebe der Pflanze völlig zerstört werden. Es ist Sache des Beobachters, die Zeit zu finden, die der Pflanzenteil in der Salpetersäure zubringen muß, entsprechend der größeren oder geringeren Zartheit des betreffenden Gewebes. Je kürzer das Sieden dauert, um so vorteilhafter ist es; im allgemeinen darf man nicht warten, bis dieses Gewebe völlig

durchsichtig geworden ist und von selbst zerfällt. Vor diesem Zeitpunkte ist es schon leicht, sie in Wasser mit der Pinzette zu zerreißen, und die getrennten Elemente sind leicht zu studieren. Um dies zu beobachten, lege ich Stückchen, so klein als möglich, in einem Uhrschälchen in Wasser und bringe sie unter das Mikroskop.

Der Wunsch, die spezielle Anatomie der Sinnpflanze kennen zu lernen, hat mich zu diesen Untersuchungen veranlaßt, und ich habe sie dann auf viele andere Pflanzen ausgedehnt. Die Anatomie jener Pflanze wird uns also als Grundlage dienen; daran will ich dann Betrachtungen über den Bau anderer Pflanzen knüpfen, wenn mir dies zur Aufklärung dunkler Punkte und zur Lösung gewisser Fragen notwendig erscheint. Ich werde die anatomische Untersuchung der Sinnpflanze mit dem Studium des Markes beginnen. Dieses besteht wie bei allen Pflanzen vollständig aus Zellgewebe. Seine Zellen weisen an manchen Stellen eine ziemlich regelmäßige sechseckige Form auf, während sie anderwärts völlig unregelmäßig gestaltet sind; in der Regel sind sie in Längsreihen angeordnet. *Grew* hat das Zellgewebe mit dem Schaume einer gärenden Flüssigkeit verglichen, und *Mirbel* nimmt diesen Vergleich an, der völlig im Einklange mit seiner Auffassung des Zellgewebes steht. Er meint nämlich, daß die Zellen an ihrer Berührungsfläche eine gemeinsame Membran haben, so daß sie sich in einem zusammenhängenden membranösen Gewebe befinden; die Beobachtung stößt aber diese Anschauung um. Wenn man nämlich das Mark der Sinnpflanze oder irgend eines anderen Gewächses mit kochender Salpetersäure behandelt, sieht man, wie alle Zellen sich voneinander trennen und sich als geschlossene Bläschen erweisen, die ihre Gestalt beibehalten, die sie durch den von den Nachbarzellen ausgeübten Druck erhalten hatten. So weist sich überall an der Berührungsstelle zweier Zellen die Wand als aus einer doppelten Membran bestehend aus. Man sieht, wie unzutreffend der Vergleich zwischen dem Zellgewebe und dem Schaume ist.

Im Marke der Sinnpflanze enthält jede Zelle mehrere rundliche Körperchen, die am Rande undurchsichtig, in der Mitte durchscheinend sind (Fig. 2). Diese kleinen, halb undurchsichtigen und in der Mitte, wie es scheint, durchbohrten Körperchen werden von *Mirbel* im Gewebe vieler Pflanzen beobachtet. Er hält sie für Poren, die von einem undurchsichtigen und erhöhten Polster umgeben sind. Die Beobachtung des

Markes der Sinnpflanze läßt diese Annahme nicht zu; hier ist nämlich das Zellgewebe vollkommen durchsichtig und farblos, während das angebliche Loch im Zentrum der fraglichen Körperchen dem Auge grünlich erscheint. Es schien mir, daß diese Körperchen nichts anderes seien, als kleine kugelige Zellen, die in ihrer Eigenschaft als durchsichtige Kugeln die Lichtstrahlen in einem zentralen Brennpunkte sammeln und deswegen am Rande undurchsichtig aussehen müssen. Jedermann weiß, daß das die Wirkung der Strahlenbrechung durch durchsichtige Kugeln oder Linsen ist. Diese Vermutung wird zur Gewißheit durch die Beobachtung der Wirkung von Salpetersäure auf diese durchsichtigen Körperchen. Wenn man nämlich das Mark der Sinnpflanze darin erwärmt, so werden die Zellen sehr durchsichtig und die Körperchen, um die es sich hier handelt, völlig undurchsichtig. Ihr Zentrum läßt keinen Lichtstrahl mehr hindurch. Diese Beobachtung lehrt in unzweideutiger Weise, daß die kleinen Körper an den Zellwänden nicht, wie *Mirbel* meint, von erhöhtem Polster umgeben sind, sondern daß sie wirklich kugelige Zellen darstellen, deren flüssiger Inhalt unter dem Einflusse von Salpetersäure fest und undurchsichtig wird. Bekanntlich lösen sich die meisten Körper, die durch Salpetersäure fest werden, unter dem Einflusse von Alkalien wieder auf. Es war von Bedeutung, zu erfahren, ob sich dieser chemische Vorgang auch an den festgewordenen Körperchen im Marke der Sinnpflanze abspielen würde. Ich legte daher auf ein Glasplättchen einige Stückchen von diesem Marke, in dem die Körperchen unter dem Einflusse von Salpetersäure undurchsichtig geworden waren, bedeckte sie mit einem großen Tropfen wässeriger Lösung von Ätzkali und erwärmte das Glasplättchen vorsichtig über einer Spirituslampe, um durch die Erwärmung die Lösung zu beschleunigen. Nach Ablauf von einigen Minuten untersuchte ich das Gewebe mit dem Mikroskope und fand, daß die Körperchen in ihrer Mitte durchsichtig geworden waren und eine grünliche Farbe angenommen hatten, ganz wie in ihrem natürlichen Zustande. So ist es klar, daß das Alkali die Substanz, die unter dem Einflusse der Säure fest geworden war, wieder gelöst und durchsichtig gemacht hatte. Dieser doppelte Versuch, der öfters noch im Laufe dieser Arbeit wiederholt werden soll, läßt also


Fig. 1.

keinen Zweifel darüber bestehen, daß die rundlichen Körperchen, von denen hier die Rede ist, wie ich früher gesagt habe, kleine Zellen sind, deren flüssiger Inhalt durch Säuren fest und durch Alkalien wieder aufgelöst wird. In jeder Pflanze enthält das Zellgewebe diese kleinen kugeligen Zellen in kleinerer oder größerer Anzahl an den Zellwänden. Wir werden unten sehen, daß sie sich auch an den Wänden mancher pflanzlicher Gefäße finden. Was ist nun die Natur dieser Körperchen, was ihre Funktion? Das kann man durch Beobachtung der Pflanzen allein nicht beantworten. Nur die vergleichende Untersuchung der tierischen Gewebe kann uns hier einiges Licht bringen. Die mikroskopischen Untersuchungen mehrerer Beobachter, Untersuchungen, von denen unten die Rede sein wird, haben gezeigt, daß alle tierischen Organe aus zusammenhängenden kugeligen Elementen bestehen. Offenbar sind diese Körperchen denen, die wir eben im pflanzlichen Gewebe beobachtet haben, analog; nur sind sie hier viel weniger zahlreich, als bei den Tieren. Diese Beobachtung lehrt uns eine gewisse Analogie der Struktur bei Pflanzen und Tieren kennen, die klärt uns aber keineswegs über die Funktion dieser kleinen kugeligen Organe auf. Da alle tierischen Organe aus ihnen bestehen, kann man aus ihrer Gestalt keine Schlüsse auf ihre Funktion ziehen.

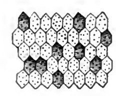
Bei den Tieren ist aber die chemische Zusammensetzung dieser Körper keineswegs überall dieselbe. So sind die Elemente der Muskeln in Säuren löslich, während die des Nervensystems darin nicht, wohl aber in Alkalien löslich sind*). Ebenso verhalten sich aber, wie wir ebenso auseinandergesetzt haben, die kugeligen Körperchen bei den Pflanzen. Das berechtigt uns zur Annahme, daß auch diese nervöse Organe darstellen, oder vielmehr Bestandteile eines zerstreuten Nervensystems, das nicht, wie bei den Tieren, zu großen Massen vereinigt ist. Diese Betrachtung, die sich auf die Ähnlichkeit im chemischen Verhalten der kugeligen Körperchen stützt, wird noch weiterhin durch die Untersuchung der feineren Struktur des Nervensystems bei manchen Tieren bestätigt. So besteht z. B. bei den Gasteropoden die Marksubstanz des Gehirns aus einer Vereinigung kugeliger Zellen, an deren Wänden eine große Zahl runder oder eiförmiger Körperchen sitzt, wie Fig. 21 lehrt. Diese Körperchen von weißer Farbe sind offenbar sehr kleine,

*) Ich habe Ätzkali (Kaliumhydrat) verwendet.

von nervöser Muskelsubstanz erfüllte Zellen; sie sitzen auf den Wänden großer Zellen, die von einer halbdurchsichtigen Substanz erfüllt sind. Die Ähnlichkeit dieser Organisation mit der des Markgewebes der Pflanzen ist offenbar: wir sehen hier gleichfalls kleine runde Zellen, die von einer durch Säuren fällbaren Substanz erfüllt sind und an den Wänden großer Zellen sitzen. Diese bemerkenswerte Analogie in der Struktur zwischen dem Markgewebe der Pflanzen und der nervösen Substanz des Molluskenhirns ist ein weiteres Argument zur Stütze der Ansicht, die wir schon über die Natur der kugeligen Körperchen bei den Pflanzen und über ihre Funktion aufgestellt haben, indem wir sie als nervöse Elementarorgane, die auf die Zellwände verteilt sind, betrachten; und tatsächlich erlauben die eigenartigen Erscheinungen, die wir an reizbaren Pflanzen wahrnehmen, gar keinen Zweifel daran, daß auch hier etwas vorhanden ist, das die Funktionen des tierischen Nervensystems erfüllt. Diese Erscheinungen führen daher zu dem Beweis, daß bei den Pflanzen, wenn auch kein Nervensystem, so doch nervöse Elemente vorhanden sind. Man muß einsehen, daß man unmöglich noch mehr Analogiebeweise, die sich auf die Ähnlichkeit zwischen Tieren und Pflanzen stützen, finden kann, um für die letzteren die Existenz nervöser Elemente nachzuweisen. Der große Abstand, der diese beiden Reiche trennt, läßt keine jener Analogien der Form und Anordnung der Teile bestehen, die uns an der tierischen vergleichenden Anatomie die Bedeutung der Organe ermitteln helfen. Schon bei den Pflanzentieren sind diese Ähnlichkeiten nicht mehr vorhanden. Bei den Pflanzen bleiben für den Vergleich mit den Tieren nur die Ähnlichkeiten im Baue, in der Anordnung und in der chemischen Zusammensetzung der Teilchen bestehen, die das lebende Gewebe zusammensetzen. Wenn wir nun die Analogie dieser Elemente erfaßt haben, dann haben wir auch alles, was es Vergleichbares gibt im Baue der Tiere und der Pflanzen. Gestützt auf die oben mitgeteilten Beobachtungen trage ich also kein Bedenken, die kugeligen Körperchen aus gerinnbarer Substanz, die an den Wänden der Pflanzenzellen sitzen, als Nervenkörperchen anzusehen. Ich werde sie von nun an mit diesem Namen bezeichnen, den man als abgekürzte Benennung aufzufassen hat für eine mikroskopische kugelige Zelle, die von nervöser Substanz erfüllt ist.

Die Markzellen enthalten in etwas älteren Stengeln der Sinnpflanze nur Luft; solange die Stengel aber noch wachsen,

wie an der Spitze der Äste, enthalten jene eine dnrchsichtige Flüssigkeit, die in der Hitze unter dem Einflusse von Säuren gerinnt nnd in diesen doch löslich ist. Um sich davon zu überzengen, muß man ans dem Marke einen sehr dünnen Schnitt herstellen nnd ihn in einen Tropfen Wasser tun. Dieser dnrchsichtige Schnitt läßt bei mikroskopischer Beobachtnng nur dnrchsichtige Zellen erkennen, an deren Wänden Nervenkörperchen in großer Zahl zu sehen sind; taucht man aber diesen Schnitt eine bis zwei Minuten in kalte Salpetersäure, so sieht man mehrere dieser Zellen undurchsichtig werden, während andere, wie aus Fig. 2 ersichtlich, durchsichtig bleiben. Besonders in der Markkrone sind diese undnrchsichtigen Zellen hänfig. Diese Beobachtung lehrt, daß die Zellen im natürlichen Zustande eine durchsichtige Flüssigkeit enthalten, die in der Kälte von Salpetersänre znm Gerinnen gebracht wird. Erwärmt man aber den Schnitt in dieser Sänre, so werden alle undurchsichtig gewordenen Zellen wieder durchsichtig; es findet vollständige Auflösung des geronnenen Inhalts statt. Die Umgebnng des Markes besteht aus einer recht großen Zahl von Tracheen, die sich im natürlichen Zustande nicht abrollen; sie sind änßerst klein. Läßt man den Stengel dieser Pflanze in Salpetersänre kochen, so füllen sich die Tracheen mit Lnft; dann sind sie sehr leicht zn sehen, um so mehr, als das umgebende Gewebe sehr durchsichtig geworden ist. Da die kochende Salpetersäure die Eigenschaft hat, den Zusammenhang der Elementarorgane de3 Pflanzenkörpers aufznheben, lösen sich unter ihrem Einflusse die Tracheen vollständig ans dem umgebenden Gewebe heraus nnd sind so viel leichter abznrollen als früher. Ich hoffte, auf diese Weise die Abrollung der Tropfen bei der Sinnpflanze bewirken zu können. Obwohl ich sie aber zehn Minnten lang in Salpetersäure kochen ließ, trat diese nicht ein. Man könnte daraus den Schluß ziehen, daß es gar keine Tracheen sind. Bekanntlich hat *Mirbel* bei den Pflanzen die Existenz falscher Tracheen angenommen, d. h. Röhren, die äußerlich den Tracheen ähnlich sind, sich aber nicht abrollen. So verhalten sich aber die Gefäße der Sinnpflanze nicht; läßt man sie sehr lange in Salpetersänre kochen, so rollen sie sich schließlich doch ab. Die Unmöglichkeit der Abrollung im natürlichen Zustande rührt also daher, daß die


Fig. 2.

Windungen der Spirale außerordentlich fest zusammenhängen und eher reißen, als daß sie sich voneinander trennen. Ein lange andauerndes Sieden zerstört schließlich diesen Zusammenhang, und dann erweisen sich die scheinbar falschen Tracheen als echte. *Link**) hat in seinen Untersuchungen über die Anatomie der Pflanzen nicht abrollbare Tracheen erwähnt. Er nennt sie Gefäße mit verkitteter Spirale. Schließlich habe ich beobachtet, daß die Spiralwindungen untereinander durch eine durchsichtige Membran verbunden sind, die reißt, wenn man das Spiralblatt abrollt. Das kann man leicht beobachten, wenn man mit Salpetersäure Tracheen isoliert, die sich dann mit Luft füllen, und deren Windungen voneinander etwas entfernt sind. Eine Pflanze, die sich am besten für diese Beobachtungen eignet, ist Solanum tuberosum. Die Blattstiele dieser Pflanze enthalten sehr dicke Tracheen, die in einem sehr zarten Gewebe eingebettet sind, was ihre Beobachtung, namentlich bei Anwendung von Salpetersäure in hohem Maße erleichtert. Bei dieser Pflanze kann man mit Leichtigkeit die Membran erkennen, die die Spiralwindungen miteinander verbindet. *Mirbel* hat diese Membran in seinem Handbuche der Anatomie und Physiologie der Pflanzen erwähnt. Denn er sagt ausdrücklich, daß die Trachee beim Abrollen manchmal zwei durch eine Membran verbundene Fäden aufweist. Ein wenig weiter unten sagt er: Man kann mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen, daß in vielen Fällen die Tracheen nur deshalb abrollen, weil man die Membran, die ihre Spiralwindungen verbindet, abreißt**). Aber bald verläßt er diese Anschauungsweise, die nicht mit seiner Theorie in Einklang steht, und betrachtet die Tracheen als aus einem spiralig aufgewickelten Bande bestehend, das oft von schwieligen Polstern***) gesäumt ist. Zur Unterstützung dieser Ansicht gibt er die sehr stark vergrößerte Abbildung eines Stückes von einer Trachee wieder, von der ich hier eine ähnliche abbilde (Fig. 3*a*). In der Erklärung zu dieser Figur meint *Mirbel*, die Trachee sei von transversalen Spalten durchsetzt, die oben und unten von einem vorspringenden Faden oder Polster begrenzt sind, das man auf jeder Seite des Bandes sehen kann, zu welchem sich die Trachee abrollt. Zunächst bemerke ich, daß derartige Tracheen äußerst

---

*) Annales des Muséum d'histoire naturelle, tome 19.

**) Traité d'anatomie et physiologie végétale, chap. 4. art. 1.

***) Element de physiologie végétale et de botanique, p. 3a.

selten sind; ich habe sie nur in wenigen Fällen beim Holunder Sambucus nigra beobachtet. Hier besteht die Trachee aus zwei nebeneinander liegenden Fäden, die durch ihre Vereinigung ein undurchsichtiges Band bilden. Dieses Band ist in einer Spirale aufgerollt, deren Windungen voneinander entfernt sind, und in deren Zwischenräumen sich eine durchsichtige Membran (c) nachweisen läßt. Versucht man, diese Trachee abzurollen, so findet diese Abrollung durch Trennung der beiden Fäden statt, die das undurchsichtige Band bilden, so daß die durchsichtige Membran, die die Zwischenräume der Spiralwindungen ausfüllte, unversehrt bleibt und auf jeder Seite von einem undurchsichtigen Faden begrenzt ist, der die Hälfte des Bandes darstellt, das die Tracheenspirale vor ihrer Abrollung bildete. Ich habe die Fortsetzung diese bei *b* nicht abgerollten Trachee abgebildet. Diese Abbildung läßt besser als jede Erklärung den Irrtum *Mirbel*s erkennen, der für eine Tracheenspirale das hielt, was in Wirklichkeit nur die Zwischenmembran ist, die auf jeder Seite von einem der Fäden begrenzt ist, die in ihrer Vereinigung das Spiralband bilden.

a

c b

Fig. 3.

Da der Zusammenhang dieser beiden Fäden weniger stark ist als die Festigkeit der Zwischenmembran, so folgt, daß die Abrollung der Trachee nur durch die Trennung der beiden Fäden stattfindet, die im natürlichen Zustande keineswegs durch eine Spalte getrennt sind, wie *Mirbel* annimmt. Übrigens ist es bekannt, daß die Tracheen, die meist nur einen Spiralfaden besitzen, mitunter auch zwei, drei oder mehr aufweisen, wie ich es auch selbst beobachten konnte. *Link* hat sogar bis sieben beobachtet. Diese Spiralfäden, die oft einander parallel laufen, bilden durch ihre Vereinigung ein mehr oder minder breites Spiralband; und diese Vereinigung, die durch eine mitunter sichtbare Zwischenmembran bewirkt wird, läßt keine Transversalspalten zwischen ihnen bestehen. So besitzen also die Tracheen nicht, wie *Mirbel* meinte, spiralige Transversalspalten, der in diesen Spalten und den angeblichen Polstern, die sie begrenzen, einen Übergang zu den falschen Tracheen zu sehen glaubt, in welchen er von Polstern

umgebene transversale Spalten annahm, die nur durch ihre Gestalt sich von den von Polstern umgebenen Poren unterscheiden sollen. Wir haben oben bewiesen, daß diese angeblichen Poren in Zellgeweben nicht vorhanden sind. Wir werden gleich zeigen, daß sie auch in den Gefäßen nicht existieren, die *Mirbel* poröse nennt. Wir haben eben gesehen, daß die Tracheen keine spiraligen Transversalspalten besitzen; wir werden gleich sehen, daß die falschen Tracheen auch nicht horizontale Löcher besitzen. Die Tracheen sind im allgemeinen Röhren von beträchtlicher Länge. Ihre Endigungen sind noch nicht beobachtet worden. *Mirbel* behauptet, daß diese Röhren sich an ihren Enden in Zellgewebe verwandeln, und daß das gleiche auch für die anderen pflanzlichen Röhren gilt. Auch diese Annahme wird durch die Beobachtung widerlegt. Ich habe in den Blattstielen des Nußbaums (Juglans regia) und im Holzzylinder des Holunders (Sambucus nigra) gesehen, daß die Tracheen endigen, indem sie sich in konische Spiralen mit scharfer Spitze verwandeln, wie ich in Fig. 4 dargestellt habe. Ich habe auch gesehen, daß die Enden dieser Tracheen oben und unten, d. h. an der Basis und an der Spitze dieser Spiralgefäße gleich aussehen.



Fig. 4.

Die Tracheen sind häufig äußerlich mit mehr oder weniger zahlreichen Nervenkörperchen besetzt. Man kann diese Beobachtung mit Leichtigkeit an den Stengeln von Cucurbita pepo und Solanum tuberosum machen, indem man die Elemente durch Einwirkung siedender Salpetersäure voneinander trennt; dadurch werden die Nervenkörperchen undurchsichtig, während sie sonst infolge ihrer Durchsichtigkeit unsichtbar sind. Bei diesen beiden Pflanzenarten sieht man, daß die Tracheen oft von zwei Reihen Nervenkörperchen begleitet werden, die beim Abrollen an den Spiralfäden haften bleiben, wie in Fig. 5 dargestellt ist. Diese unter der Einwirkung von Salpetersäure gewonnenen Körperchen werden von Kalilauge aufgelöst und durchsichtig gemacht. Es besteht also kein Zweifel, daß sie ganz übereinstimmen mit denen, die an den Wänden der Zellgewebe sitzen. Manchmal sind die Tracheen von Transversal-



Fig. 5.

reihen derartiger Nervenkörperchen bedeckt, wie man aus Fig. 7 ersieht, die eine Trachee von Clematis vitalba darstellt. Ein Stück dieser Trachee ist frei von Nervenkörperchen; das rührt offenbar daher, daß diese Körperchen beim Zerreißen des Gewebes entfernt wurden, denn sie sitzen nur sehr lose auf den Tracheen, auf denen sie sich befinden. Sie gehören nicht zu deren wesentlichen Teilen. Das ist aber nicht der Fall bei den Körperchen auf der Oberfläche der Röhren, die *Mirbel* als »poröse Röhren« bezeichnet (Fig. 7), weil er die Nervenkörperchen, die sie bedecken, für Poren hält, die von einem Polster umgeben seien. Die Röhre, die er abbildet, stammt vom Holunder (Sambucus nigra). Die Körperchen sind hier in der Wand der Röhre selbst enthalten; man kann sie nicht davon trennen. Ich habe oben gezeigt, daß *Mirbel* sich irrte, als er die Nervenkörperchen der Zellgewebe für Poren hielt. Dieselben Beweise werden mir hier zur Feststellung der Natur der angeblichen Poren seiner »porösen Röhren« dienen. In einer großen Zahl von Beobachtungen und Versuchen, die ich an Körperchen führenden Gefäßen vieler Pflanzen angestellt habe, konnte ich immer sehen, daß ihre Körperchen sich ebenso wie die der Zellgewebe verhielten, wenn man sie der Einwirkung von Salpetersäure oder Kalilauge aussetzte. Die erstere macht sie undurchsichtig und scheint ihre Gerinnung zu veranlassen; die letztere macht sie durchsichtig und löst sie auf. So kann kein Zweifel über ihre Natur bestehen: es sind Nervenkörperchen, die an den Gefäßwänden sitzen, wie sie sich sonst an den Wänden der Zellgewebe finden. Es gibt also keine porösen Gefäße in dem Sinne, in dem *Mirbel* diesen Ausdruck gebraucht. Schon *Link* hatte die Ansicht ausgesprochen, daß die dunkeln Punkte, die man im Zellgewebe und an der Oberfläche der Gefäße sieht, keine Poren mit vorspringendem Polster sind, sondern kleine in der Mitte durchsichtige Körnchen[1]; er meint, daß dasselbe für die unterbrochenen transversalen Linien gilt, die man an den von *Mirbel* als falche Tracheen bezeichneten Gefäßen sieht. Bekanntlich betrachtet dieser Forscher die transversalen Linien als Spalten, die von Polstern begrenzt sind. Will man diese Gefäße leicht beobachten, so muß man ein Stückchen Holz


Fig. 6.


Fig. 7.

vom Weinstock (Vitis vinifera) in Salpetersäure kochen und zwar bis zur fast völligen Trennung seiner Elemente; dann kann man leicht dessen Bestandteile erkennen. Macht man einen Querschnitt durch das Holz des Weinstocks, so sieht man mit bloßem Auge die Lumina einer großen Zahl weiter Gefäße. Das sind die falschen Tracheen *Mirbels*. Diese Röhren, die beim Kochen mit Salpetersäure sich mit Luft füllen, sind gegliedert, und jedes Glied ist ungefähr drei- bis viermal so lang als breit. Die Hohlräume dieser Glieder stehen untereinander in keiner Verbindung; das kann man leicht daran erkennen, daß die Luft, die sie erfüllt, so viele lange und voneinander getrennte Blasen bildet, als Glieder vorhanden sind. Daraus geht klar hervor, daß Scheidewände im Innern jedes Gliedes vorhanden sind. In Fig. 9 gebe ich die Abbildung eines solchen Gliedes wieder. Man sieht, daß es von unterbrochenen transversalen Linien bedeckt ist. Diese Linien, die infolge ihrer Undurchsichtigkeit schwarz erscheinen, besitzen eine große Ähnlichkeit mit den Spiralen von Tracheen, die in gewissen Abständen unterbrochen sind. Ich weiß nicht, ob *Mirbel* diese Linien oder ihre halbdurchsichtigen Unterbrechungen als transversale Spalten ansieht. Um über die Natur dieser undurchsichtigen Linien Aufschluß zu erhalten, griff ich zu dem Mittel, das ich bereits erwähnt habe; ich erwärmte in einer starken wässerigen Lösung von Ätzkali Gewebe des Weinstocks, die schon vorher in der beschriebenen Weise mit Salpetersäure behandelt worden waren. Dieses zweite Reagens läßt die undurchsichtigen Linien vollkommen verschwinden, und die Glieder der großen Gefäße, an denen sie früher zu beobachten waren, zeigten ein gleichmäßig durchscheinendes Aussehen. Wir haben oben gesehen, daß dies die regelmäßige Wirkung von Ätzkali auf Nervengewebe ist. Es macht sie durchsichtig und läßt sie verschwinden, wenn sie keine Farbe besaßen. Die Kalilauge wirkt nicht in gleicher Weise auf die Tracheenspiralen. Trotz andauernder Einwirkung dieser Lösung behalten sie ihre Undurchsichtigkeit dauernd bei. Es besteht also keine Analogie zwischen den Spiralfäden und den eben erwähnten Linien; diese sind offenbar längliche lineare Nervenkörperchen. Vielleicht bestehen diese Linien aus reihenförmig angeordneten Körperchen. Wir werden bald ein Beispiel kennen lernen, das diese Vermutung stützt. Clematis vitalba enthält wie der Wein-


Fig. 8.

stock eine große Zahl von diesen dicken gegliederten Gefäßen, deren Mündungen mit bloßen Augen sichtbar sind; ihre Glieder sind sehr kurz und mit Nervenkörperchen bedeckt, die besonders kurze transversale Linien darstellen, wie man in Fig. 9 sieht. Umsonst forschte ich hier danach, was *Mirbel* zu seinem Irrtume gelangen ließ, in den Gefäßen, die er falsche Tracheen nennt, transversale Spalten zu sehen. Man könnte glauben, daß dieser Forscher das bei anderen Pflanzen gesehen hat, als solchen, an denen ich Beobachtungen anstellte. Darauf habe ich zu antworten, daß *Mirbel* ganz besonders eine Abbildung der großen Gefäße vom Weinstock gegeben hat, über deren Bau ich eben gesprochen habe, und daß er dabei die offenen Spalten abgebildet hat, die seine falschen Tracheen auszeichnen.



Fig. 9.

Es ist also sicher, daß *Mirbel* durch eine optische Tänschung zu seinem Irrtum gelangt ist, und es ist tatsächlich nicht zu verwundern, daß, wenn er die punktförmigen Nervenkörperchen für Poren hielt, er die linienförmigen als Spalten ansah. Es gibt also keine falschen Tracheen im Sinne *Mirbels*. Es gibt Tracheen, die sich nicht abrollen, weil ihre Spiralbänder sehr fest verkittet sind; es gibt Röhren, die von linienförmigen transversal stehenden Nervenkörperchen bedeckt sind: das sind die zwei Arten von Gefäßen, die *Mirbel* als falsche Tracheen ansah. Diese Organe existieren ebenso wenig wie die porösen Röhren, ebenso wenig wie das poröse Zellgewebe im Sinne *Mirbels*. Dasselbe gilt von den Röhren, die dieser Forscher als gemischte bezeichnet, und die in einem Teile ihrer Länge echte Tracheen, in ihrer Fortsetzung nacheinander falsche Tracheen nnd poröse Röhren sein sollten, so daß ein nnd dasselbe Gefäß in verschiedenen Teilen seiner Ausdehnnng verschiedenen Bau aufwiese. Die Quelle dieses Irrtums ist leicht zu entdecken. Die Tracheen sind manchmal mit Nervenkörperchen bedeckt, die ihre Spiralen zum Teil verdecken, wie wir eben gesehen haben (Fig. 7). *Mirbel*, der diese Körperchen für Poren hielt und sah, daß die transversalen Linien der Trachee durch die verdeckenden Körperchen unterbrochen waren, wurde dadurch zu der Ansicht verleitet, daß die beobachtete Trachee ihre Spiralstruktur verliere, um sich in ein poröses Rohr mit Transversalspalten zu verwandeln. Ich für meinen Teil habe immer gesehen, daß die Tracheen ihren Bau behalten, der ihnen in ihrer ganzen Länge eigentümlich ist;

und meine Untersuchnngsmethode hat mir doch erlaubt, hänfig diese Röhren auf einem großen Teile ihrer Länge zn verfolgen. Meine Beobachtungen waren so zahlreich und so genau, daß ich kein Bedenken trage, zn behaupten, daß niemals ein und dasselbe pflanzliche Gefäß nacheinander den Bau einer Spiraltrachee und den einer Körperchen führenden Röhre aufweist, die *Mirbel* mit dem Namen poröse Röhren oder falsche Tracheen belegt. Also gibt es keine gemischten Gefäße, wenn man diese Bezeichnung nicht auf solche anwenden will, deren Wandungen gleichzeitig dunkle transversale Linien und dunkle Punkte aufweisen, d. h. linienförmige Nervenkörperchen in transversaler Stellnng, und kugelige Nervenkörperchen. Man findet diese Vereinigung zum Beispiel bei den großen Gefäßen im Eichenholze (Quercus robur), deren Lumina mit bloßem Auge zn sehen sind. Fig. 11 zeigt eines dieser Gefäße, die man als gemischt bezeichnen könnte, wenn die Form der Nervenkörperchen ihnen einen besonderen Organisationscharakter verleihen würde, was ich aber nicht glaube. Wenn man nämlich die Form und die Lage dieser großen Körperchen führenden Gefäße betrachtet, kann man nicht umhin, anzuerkennen, daß diese Gefäße identisch sind, wenn sie sich auch oft dnrch die Gestalt nnd die Stellung der Nervenkörperchen unterscheiden, die an ihren Wänden sitzen. Wenn man ebenso viele besondere Arten von Gefäßen annehmen wollte, wie es besondere Formen der sie bedeckenden Nervenkörperchen gibt, so würde man die Unterscheidungen und Bezeichnungen ins Unendliche vermehren. Denn wahrscheinlich besteht in dieser Hinsicht eine große Verschiedenheit. Die Sinnpflanze allein zeigt nns zwei ganz nene Arten der Gestaltnng dieser großen Gefäße. Im Holzzylinder dieser Pflanze findet man nämlich neben den Tracheen Röhren, deren Dnrchmesser noch einmal so groß ist, wie bei jener, und deren Wände Nervenkörperchen zu einem nnregelmäßigen Netzwerke angeordnet sind, wie Fig. 12 zeigt. Beobachtet man diese Röhren noch im Znsammenhange mit dem nmgebenden Gewebe, so könnte man sie für ein Bündel halbabgerollter Tracheen halten. Diesen Eindrnck machen nämlich auf den ersten Blick die netzförmigen Linien, die über diese Gefäße in Längsrichtung hinlaufen. Ich gebe zn, daß ich



Fig. 10.



Fig. 11.

eine Untersuchungsmethode hat mir doch erlaubt, häufig
öhren auf einem großen Teile ihrer Länge zu verfolgen.
Beobachtungen waren so zahlreich und so genau, daß
n Bedenken trage, zu behaupten, daß niemals ein und
e pflanzliche Gefäß nacheinander den Bau einer Spiral-
und den einer Körperchen führenden Röhre aufweist,
el mit dem Namen poröse Röhren oder falsche Tra-
elegt. Also gibt es keine gemischten Gefäße, wenn
e Bezeichnung nicht auf solche anwenden will, deren
en gleichzeitig dunkle transversale Linien und dunkle
aufweisen, d. h. linienförmige Nervenkörperchen in
aler Stellung, und kugelige Nervenkörperchen. Man
e Vereinigung zum Beispiel bei den großen
im Eichenholze (Quercus robur), deren Lu-
bloßem Auge zu sehen sind. Fig. 11 zeigt
er Gefäße, die man als gemischt bezeich-
e, wenn die Form der Nervenkörperchen
n besonderen Organisationscharakter ver-
de, was ich aber nicht glaube. Wenn
ch die Form und die Lage dieser großen
führenden Gefäße betrachtet, kann
umhin, anzuerkennen, daß diese Gefäße
ind, wenn sie sich auch oft durch die
d die Stellung der Nervenkörperchen unterscheiden,
n Wänden sitzen. Wenn man ebenso viele beson-
von Gefäßen annehmen wollte, wie es besondere
sie bedeckenden Nervenkörperchen gibt,
an die Unterscheidungen und Bezeich-
Unendliche vermehren. Denn wahr-
besteht in dieser Hinsicht eine große
eit. Die Sinnpflanze allein zeigt uns
ene Arten der Gestaltung dieser großen
Holzzylinder dieser Pflanze findet man
den Tracheen Röhren, deren Durch-
inmal so groß ist, wie bei j[illegible]
Nervenk[illegible]erchen zu ein[illegible]
ke [illegible]t sind, wie [illegible]
noch i[illegible]
nte ma[illegible]
Diese[illegible]
tzf[illegible]
inlauf[illegible]



Fig. 10.

11.

selbst im Zweifel war, ob dieser Anschein nicht durch sehr kleine Tracheen hervorgerufen würde, die dem in Rede stehenden Gefäß ansitzen. Nachdem es mir aber mehrere Male gelnngen war, das Rohr völlig zu isolieren, konnte ich es in jeder Richtnng untersuchen und mich davon überzeugen, daß die netzförmigen Linien auf der Oberfläche wirklich Nervenkörperchen in der Zellmembran sind. In den Blattstielen der Sinnpflanze findet man Röhren, deren Nervenkörperchen eine andere Gestaltung zeigen; sie weisen longitndinale Linien von symmetrischer Anordnnng auf, wie aus Fig. 13 ersichtlich ist.



Fig. 12.

Was sind nnn die Fnnktionen dieser Körperchen führenden Gefäße? Was die der Tracheen, die mit ihnen im Holzzylinder vereinigt sind? Das sind Fragen, die man beim jetzigen Stande der Kenntnisse nicht befriedigend beantworten kann. Wir können in dieser Hinsicht nur mehr oder weniger wahrscheinliche Vermutungen anfstellen. Ich glanbe, daß die großen Körperchen führenden Röhren Kanäle sind, durch die der Saft in der Pflanze aufsteigt. Diese Röhren nehmen nicht nnr den Holzzylinder ein, sie finden sich auch im zentralen Gewebe der Pflanzen und sind besonders bei den Holzgewächsen in den Zwischenränmen der Jahresringe zn beobachten. Sehr zahlreich sind sie im Holze des Weinstockes, nnd es schien mir, daß ans ihrem Querschnitte der Saft heraustritt, der im Frühjahre so reichlich aus den angeschnittenen Zweigen dieser Pflanze fließt. Wie *Hales* durch Versuche gezeigt hat, wird bei dieser Bewegnng des steigenden Saftes eine beträchtliche Kraft entwickelt, die nicht allein auf der Kapillarität bernht, da doch das Saftsteigen in toten, mit der Pflanze in Verbindnng stehenden Zweigen nicht stattfindet, während deren kapillare Eigenschaften doch noch die gleichen sind wie früher.

Die Fnnktion der Tracheen ist vielfach diskutiert worden. Die ersten Forscher, die sie beobachteten, zögerten nicht, verleitet durch die äußere Ähnlichkeit mit den Tracheen der Insekten, sie für Atmungsorgane zu erklären. Andere Beobachter behaupteten, daß diese Röhren niemals Lnft, wohl aber Saft enthielten; meine eigenen Beobachtnngen haben mich von der Richtigkeit dieser letzteren Anffassnng überzengt. Die Tracheen enthalten sicher eine durchsichtige Flüssigkeit, und nie trifft man in ihrem Inneren anch nur eine einzige Lnftblase. Meine Untersuchungsmethode, die Erhitzung in Salpetersäure, füllt

die Tracheen wie die anderen Röhren mit Gas; sie erhalten dadurch ein ganz besonderes Aussehen, das sich von ihrem natürlichen Zustande deutlich unterscheidet. Sicherlich enthalten sie also in diesem keine Luft.

Was ist nun ihre Funktion? Soll man mit *Mirbel* annehmen, daß sie wie die Körperchen führenden Röhren beim Saftsteigen beteiligt sind? Es widerstrebt aber, anzunehmen, daß die Natur ähnliche Funktion so gänzlich verschieden gebauten Organe erteilt habe, besonders wenn man sieht, daß sie nebeneinander im Holzzylinder gelegen sind; denn man könnte vielleicht noch begreifen, daß eine sehr verschiedene Lage des gleichen Organs eine Veränderung seines Baues im Gefolge hätte. Sicher steht die Funktion der Tracheen in unmittelbarer und notwendiger Beziehung zu der der Blätter. Man findet sie nur in den Blättern und im Holzzylinder, also Teilen, die in jungen Stengeln einen unmittelbaren Zusammenhang aufweisen. Die Funktion der Blätter ist noch nicht sicher bekannt; doch ist es gewiß, daß das Licht im besonderen einen belebenden Einfluß auf sie ausübt, entweder direkt oder durch Veranlassung gewisser chemischer Vorgänge in der Flüssigkeit der Gefäße. Daß ist ein wichtiger, bis heute noch nicht genügend aufgeklärter Gegenstand, trotz aller Untersuchungen von *Ingenhousz* und *Senebier*, trotz der noch ausgedehnteren Untersuchungen von *Théodore de Saussure*. Wie dies sich auch verhalten mag, es scheint uns wahrscheinlich, daß die Tracheen dazu bestimmt sind, in den Pflanzenkörper eine Flüssigkeit einzuführen, die durch die Blätter unter dem Einflusse der Außenbedingungen verändert worden ist, und die Fähigkeit besitzt, die belebende Wirkung, von der wir oben gesprochen haben, zu verbreiten; so wären sie bis zu einem gewissen Grade den Tracheen der Insekten zu vergleichen, die in alle Teile des Tieres die atmosphärische Luft verbreiten, welche dort einen belebenden Einfluß auszuüben bestimmt ist. Von diesem Gesichtspunkte aus erscheinen die Tracheen der Pflanzen als Atmungsorgane, die eine belebende Flüssigkeit leiten.

Nach Untersuchung der Struktur der Markkrone gelangen wir von selbst zur Betrachtung der Holzschicht, die sie bedeckt. Die Sinnpflanze, ein strauchiges Gewächs, besitzt nämlich Holzfasern, die vollständig denen gleichen, die man im Holze der Bäume findet. Der Ausdruck Holzfaser, den manche Naturforscher anwenden, muß aus der wissenschaftlichen Sprache entfernt werden, weil sich damit kein genauer Begriff verbindet;

er besagt bloß, daß die Elementarteile, aus denen sich das Holz zusammensetzt, sich in sehr zarte Fasern zerlegen lassen. Diese Zerlegung erfolgt, wie bekannt, in der Längsrichtung des Stammes. Nichts ist im natürlichen Zustande schwerer (mikroskopisch) zu untersuchen, als das Gewebe, das das eigentliche Holz bildet, oder der holzige Teil des zentralen Gewebesystems. Diese Schwierigkeit wird durch meine Untersuchungsmethode völlig gehoben. Durch Erwärmung irgend eines Holzstückchens in Salpetersäure verlieren seine Bestandteile sogleich ihren Zusammenhang, sie trennen sich bei dem geringsten Kraftaufwande voneinander, und dann stehen ihrer Beobachtung keine Schwierigkeiten mehr im Wege. Auf diese Weise erkennt man, daß das Holz zum größten Teile aus Röhren besteht, die in der Mitte angeschwollen sind, und die an beiden Enden in eine feine Spitze auslaufen, wie aus Fig. 13 ersichtlich ist. Ich werde diese spindelförmigen Röhren als »Klostren«*) bezeichnen. Zwei benachbarte Klostren berühren sich mit ihrem angeschwollenen Teile und lassen zwischen ihren Spitzen einen Zwischenraum, der von den von unten und von oben hineinragenden Spitzen anderer Klostren angefüllt ist. Bei der Sinnpflanze sind manche dieser Klostren durch eine Querwand in ihrer Mitte geteilt; andere weisen zwei oder drei Scheidewände auf (Fig. 14 *a* und *bb*). Die Membran dieser Röhren ist sehr fest und von gelblicher Farbe. An den Luftblasen, die die Wirkung der Salpetersänre in ihrem Innern erzeugt, habe ich gesehen, daß sie bis in die Spitzen hohl sind. Ihre Wände führen keine Nervenkörperchen. Diese spindelförmigen Organe sind für die Holzgewächse charakteristisch. Doch trifft man sie auch in den festeren Teilen krautiger Pflanzen an. Pflanzen, deren Gewebe weich und zart ist, führen sie nicht. Dennoch scheint es, daß die Klostren Organe sind, denen die Pflanzengewebe insbesondere ihre Festigkeit verdanken. Doch will ich als bemerkenswerte Tatsache erwähnen, daß der Stengel von Clematis vitalba, obwohl er holzig ist, keine Klostren enthält. Er besteht zum größten Teile aus kleinen gegliederten Röhren, die man als verlängertes nnd gegliedertes Zellgewebe betrachten kann. Die Klostren weisen nicht immer die Spindelform anf, die wir ihnen eben zugeschrieben haben. Manchmal sind es

Fig. 13.

*) Von κλωστήρ, die Spindel.

parallelwandige Röhren, die plötzlich in ein spitzes Ende auslaufen. In dieser Form erscheinen z. B. die Klostren von Pinus picea (Fig. 14). Die Form der Klostren ist recht genau von *Link* abgebildet worden, er bezeichnet die Gesamtheit dieser Organe als Splintgewebe.

Mirbel hat gleichfalls, wenn auch in wenig deutlicher Weise, diese Struktur beobachtet. Er betrachtet das Holz als aus verlängertem Zellgewebe bestehend. Ohne Zweifel entstehen die Klostren durch eine besondere Entwicklung von Zellen, aber man muß zugeben, daß sie sich durch ihre Gestalt gar zu sehr vom Zellgewebe unterscheiden, als daß man diesen Namen beibehalten könnte. Die Klostren enthalten einen gerinnbaren Saft, der mit dem Alter fast immer eine dunkle Farbe und eine bedeutende Härte annimmt. So verwandelt sich der Splint in Kernholz. Die Klostren sind nämlich nicht an sich gefärbt, sondern infolge der geronnenen Substanz, die sie enthalten. Erwärmt man Ebenholz in Salpetersäure, so löst diese die schwarze Substanz aus den Klostren heraus, wobei diese allmählich durchsichtig werden, während die Salpetersäure sich tiefschwarz färbt. Diese Tatsache lehrt zur Genüge, daß die Farbe des Kernholzes auf dem gefärbten und verhärteten Safte beruht, der in den Klostren enthalten ist. Diese sind von Natur gelblichweiß; in ihrem Innern enthalten sie die Holzfaserstoffe, die man in der Färberei verwendet. Man könnte meinen, daß die größere oder geringere Härte des Holzes von der größeren oder geringeren Zartheit der Klostren herrührte. Das ist aber nicht der Fall. Ich habe nämlich gesehen, daß die Klostren des Holzes ähnliche Ausmaße besitzen im Buxbaume (Buxus sempervirens) und in der Pappel (Populus fastigiata), d. h. in den zwei einheimischen Hölzern, deren Härte und spezifisches Gewicht große Unterschiede aufweisen. Diese Tatsache erhärtet den Beweis, daß die Härte und das spezifische Gewicht des Holzes ausschließlich von dem erhärteten Inhalte der Klostren abhängig sind. Es scheint, daß die Organe bei der Pappel leer sind; dafür ist dieses Holz auch weich, äußerst leicht und von weißer Farbe, die den Klostren selbst zukommt. Aus dem gleichen Grunde besteht hier kein

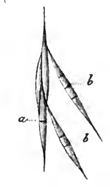


Fig. 14.

Unterschied zwischen Splint und Kernholz; die Klostren, die überall gleich leer sind, sind überall gleich weiß, weil sie keine von den Substanzen enthalten, die bei gefärbten Hölzern die Farbe ausmachen. Im übrigen ist aber die Farbe und die Härte, die diese Substanz im Alter annimmt, eine chemische Erscheinung unbekannter Natur. Die Klostren im ausgebildeten Splinte scheinen die Behälter des Saftes zu sein, der im besonderen die Aufgabe hat, das Material für den Zuwachs der Pflanze zu besorgen, und die, von Klostre zu Klostre durch absteigende Bewegung übermittelt, den Wurzeln ihr Wachstumsmaterial zuführt. Ich glaube, daß dieser verarbeitete Saft, der durch das durchlässige Pflanzengewebe hindurchdringt, sich mit dem Safte vermengt, der aufsteigt, um den Knospen das Wachstumsmaterial zu liefern, und daß er dann den eigentlichen Gefäßen die Stoffe liefert, die sie ausscheiden. Bekanntlich spielt sich der Stoffwechsel der Insekten auf derartige Weise ab. Wird diese ganze Substanz zum Aufbaue des Pflanzenkörpers verwendet, so geht das Wachstum rasch vor sich, und die Klostren bleiben leer; dann ist das Holz weiß, zart und leicht. Wenn im Gegenteile der größte Teil des verarbeiteten Saftes in den Klostren verbleibt und nicht für das Wachstum Verwendung findet, so ist dieses mehr oder weniger langsam, und das Holz wird schwer, hart und dunkel gefärbt.

Obwohl die Klostren eine Flüssigkeit enthalten, die von dem aufsteigenden Safte verschieden ist, so dürfen sie doch nicht mit den eigentlichen Gefäßen verwechselt werden, die Sekretionsorgane darstellen. Diese letzteren sind Röhren, deren Durchmesser stets größer ist als die der Klostren, wie diese sind sie immer frei von Nervenkörperchen, aber ihre Inhaltsstoffe scheinen ganz anderer Art zu sein und stellen immer Exkrete vor. Dahin gehört z. B. das reine Harz, das die Gefäße der harzigen Bäume enthalten. Diese Substanz ist sicherlich nicht für das Wachstum und die Ernährung der Pflanze bestimmt. Sollte sie aber nicht den Rückstand der Nährstoffe darstellen, die aufgenommen worden sind, und mit denen sie ursprünglich vermengt war? Die Milchsäfte, die man gewöhnlich zu den eigentlichen Säften rechnet, müssen meiner Ansicht nach wenigstens teilweise als Exkrete betrachtet werden. Dieser Teil der Pflanzenphysiologie erheischt, wie man sieht, neue Untersuchungen, und ich werde mich nicht länger dabei anfhalten; ich werde mich damit begnügen, hier beiläufig zu erwähnen, daß die harzigen Säfte, die reichlich in der Rinde

der meisten Koniferen vorhanden sind, nicht, wie *Mirbel* meint, in Lücken nnd Zerreißungsstellen des Zellgewebes enthalten sind. Diese harzigen Säfte befinden sich in nnregelmäßig angeschwollenen nnd gewundenen Gefäßen. Diese Tatsache nnd andere mehr bringen mich zur Vermutung, daß *Mirbels* Theorie über die Gewebslücken mancher Korrektur bedürftig ist.

Die Klostrenbündel sind bei der Sinnpflanze mit einem Zellgewebe vereinigt, das sich mechanisch in Längsfäden spaltet, die aus Zellreihen bestehen, wie aus Fig. 15 *ab*, *cd* ersichtlich. Hier glaube ich daran erinnern zu sollen, daß ich in meinen Untersnchnngen über das Wachstnm und die Vermehrung der Pflanzen*) mit dem Namen Fasern die Komplexe von Zellen bezeichne, die sich leicht in der Längsrichtung in Fäden spalten lassen, weil die Zellen in der Längsrichtung des Stammes fester miteinander znsammenhängen, als in der Qnerrichtnng, was bei einem nnregelmäßigen Zellgewebe nicht der Fall ist.

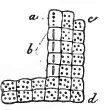


Fig. 15.

Da ich aber sehe, daß auf sehr verschiedenartige Gebilde angewandt worden ist, und man infolgedessen keine sichere Vorstellnng damit verbinden kann, habe ich mich entschlossen, diese Ansammlung geradliniger Zellen mit dem einfachen Namen »gegliedertes Zellgewebe« zn bezeichnen. Wenn man diese Beobachtungen über die Anatomie der Pflanzen nur ein klein wenig ausdehnt, so findet man bald gegliederte Zellen, die durch ihre langgestreckte Gestalt den Übergang zn den Gefäßen bilden. Diese bezeichnet *Link***) als gestrecktes Zellgewebe. Schließlich finden sich auch wirkliche Gefäße, die miteinander in der Längsrichtung verbunden sind. Dies zeigt, daß zwischen gegliedertem Zellgewebe und gegliederten Röhren offenbare Übergänge bestehen, und daß diese Organe sich nur durch die relativen Ausmaße ihrer Teile voneinander unterscheiden. Nach dieser kleinen Abschweifung kehre ich zum gegliederten Zellgewebe zurück, daß mich dazn veranlaßt hat. Dieses Zellgewebe ist im allgemeinen dem Marke sehr ähnlich nnd wie dieses von nnregelmäßig verstrenten Nervenkörperchen bedeckt. Manchmal habe ich jedoch Teile dieses gegliederten Zellgewebes beobachtet, die in der Mitte jeder Zelle einen einzigen läng-

*) Mémoires du muséum d'histoire naturelle, tome 7.
**) Annales dn muséum d'histoire naturelle, tome 19.

lichen Körper aufweisen, wie Fig. 15*b* zeigt; das ist ein Nervenkörperchen, das bei starker Vergrößerung als ans einer Reihe von kngeligen Körpern bestehend erscheint, wie bei *a* dargestellt ist. Diese Tatsache berechtigt zur Vermntung, die ich oben betreffs der Natur der linienförmigen Nervenkörperchen ausgesprochen habe, indem ich sie als ans kleinen in einer Reihe angeordneten Körperchen bestehend ansehe. Das gegliederte Zellgewebe, von dem hier die Rede ist, ist das Organ, aus dem die Markstrahlen in den holzigen und strauchartigen Gewächsen entstehen. Die völlig krautartigen Pflanzen besitzen diese Strahlen nicht, die in dem halbholzigen Stengel der Mimose vorhanden sind. In den jnngen Stengeln dieser Pflanze ist dieses den Klostren zugesellte Gewebe in der Längsrichtung gegliedert (Fig. 16 *c*, *d*); nnd nur in dieser Richtung läßt es sich mechanisch in Fäden zerlegen. In den großen Ästen oder im Stamme ist die Richtung dieser Gliedernng eine andere, und dasselbe Gewebe ist in der Richtung so gegliedert, d. h. transversal, und bildet so die Markstrahlen. So liegt in den jugendlichen Sprossen und den jungen Zweigen der dicotylen Holzgewächse das gegliederte Körperchen führende Zellgewebe zwischen den Bündeln von Klostren; es ist sicherlich ein seitlicher Ausläufer des Markes und in der Längsrichtung gegliedert, wie bei den kleinen krautigen Dicotylen. Wenn diese Stengel oder Zweige das Dickenwachstum beginnen, hört das Zellgewebe auf, eine Längsgliederung aufzuweisen; es nimmt eine transversale Gliedernng an, und so bilden sich die Markstrahlen, die ausschließlich aus gegliedertem Zellgewebe bestehen.

Das Rindensystem der Sinnpflanze besteht aus Klostren, die viel stärker verlängert sind als die des zentralen Gewebes, nnd auch ihr Durchmesser ist größer. Wenn ich übrigens von der Länge dieser Organe spreche, meine ich nur ihr mikroskopisches Bild, denn in Wirklichkeit sind sie außerordentlich klein. Ich habe die Klostren der Sinnpflanze gemessen und gefunden, daß die längsten im Rindengewebe kaum 1,5 m in der Länge bei $^{1}/_{55}$ mm Durchmesser hatten; die Klostren des zentralen Gewebesystems weisen kaum die Hälfte dieser Dimensionen anf*). Die Klostren des Rindensystems führen ebenso

*) Ich benutze das Sonnenmikroskop zur Messung besonders kleiner Objekte. Ich vergleiche das Bild oder den Schatten des Objektes in einer bestimmten Entfernnng mit dem Schatten eines Drahtstückes von bekannter Länge in derselben Entfernung.

wenig wie die aus dem Holze Nervenkörperchen; ihre Bündel liegen in einem Körperchen führenden Zellgewebe, das dem Marke durchaus ähnlich ist. Man trifft hier auch in ziemlich großer Zahl Zellen, deren Inhalt unter der Einwirkung von kalter Salpetersänre gerinnt und von heißer sich auflöst; Zellen, die ich früher erwähnt habe, als ich vom Marke sprach. Diese völlige Übereinstimmnng des Markes und des Rindengewebes in Bau und chemischer Zusammensetzung ist ein weiterer Beweis, der sich an die in einem früheren Werke*) mitgeteilten anschließt, dafür, daß diese Rindengewebe sich in keiner Hinsicht unterscheiden und ähnliche Funktionen besitzen. Ich habe also mit Recht in jenem Werke das Markparenchym als »zentrales Mark«, das Rindenparenchym als peripheres Mark bezeichnet.

Die Blätter der Sinnpflanze sitzen an einem langen Stiele, an dessen Basis sich eine Anschwellung *ab*, *cd* (Fig. 16) befindet, die ich als Polster bezeichnen werde. Ähnliche Anschwellungen, aber in kleinerem Maßstabe, befinden sich an der Anheftungsstelle der Fiederstrahlen an der Spitze des Blattstiels, nnd an den Anheftungsstellen der Blättchen am Fiederstrahle. Sie sind der Sitz des Bewegnngsvermögens der Sinnpflanzenblätter, wie wir weiter nnten noch zeigen werden. Das Polster, das an der Basis des Blattstiels sitzt, ist das einzige, dessen Dicke eine anatomische Untersuchung ermöglicht. Spaltet man es in der Längsrichtung nnd beobachtet es mit der Lnpe, so sieht man, daß das Polster hauptsächlich durch eine ansehnliche Entwicklnng des Rindenparenchyms gebildet wird. Das Zentrnm wird von Gefäßen eingenommen, die die Verbindung des Blattes mit dem Stengel herstellen.



Fig 16.

Will man den feineren Bau des Parenchyms, das die Anschwellnng zum größten Teile ausmacht, stndieren, so muß

*) Untersuchungen über das Wachstum und die Vermehrung der Gewächse.

man zunächst mit dem Rasiermesser die Epidermis auf einer seiner Seiten entfernen; dann schneidet man eine Scheibe vom Parenchym ab, so dünn als möglich, und betrachtet sie in ein wenig Wasser nnter dem Mikroskop. Anf diese Weise sieht man, daß das Parenchym des Polsters ans einer großen Anzahl von Zellen besteht, die kugelig nnd dnrchsichtig sind und Nervenkörperchen in bedentender Menge führen. Entfernt man das Wasser, in dem der Schnitt liegt, und ersetzt es durch Salpetersäure, so sieht man, wie die durchsichtigen Zellen zuerst gelblich werden nnd dann völlig nndnrchsichtig. Man erkennt dann, daß die Zellen denen sehr ähnlich sind, die wir schon im Marke und Rindenparenchym beobachtet haben, abgesehen von ihrer kugeligen Form. Diese Zellen, die nicht in unmittelbarer Berührung miteinander stehen, stehen in Längsreihen, wie man in Fig. 18 sieht. Ich habe in dieser Figur einige der Zellen in Reihen, die anderen ohne besondere Anordnung dargestellt, weil sie sich gewöhnlich in dieser Weise der Beobachtung darbieten, da doch das Messer, mit dem man den zarten Schnitt herstellt, nur zufällig die Richtung der Zellreihen trifft. Fig. 19 stellt die kugeligen Zellen bei stärkerer Vergrößerung dar. Man sieht, daß sie Zwischenräume anfweisen, die von einem sehr zarten Zellgewebe eingenommen werden, das eine ungehenere Anzahl von punktförmigen Nervenkörperchen führt. Erhitzt man die Salpetersäure, in der der zarte Schnitt des oben erwähnten Polsters liegt, indem man das Uhrschälchen vorsichtig über eine Spiritusflamme hält, so sieht man bald alle kugeligen Zellen vollständig verschwinden. Die Substanz, die sie enthalten, wird von der Sänre vollkommen gelöst; es bleiben von den Zellen nur noch die äußerst zarten Hüllen bestehen, die sie umgeben. Ich habe gesehen, daß eine Temperatur von 40—50° R. genügte, die Lösung des Zellinhaltes in der Salpetersäure zu bewirken. Ich habe an diesen Organen anch die Wirkung der Kalilauge studiert. In der Kälte habe ich keinerlei Veränderung ihrer Durchsichtigkeit wahrnehmen können; in der Wärme wurden sie aber gleichmäßig grünlich; die kugeligen Zellen



Fig. 17.

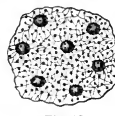


Fig. 18.

waren nicht mehr zu sehen, was mich auf den Gedanken brachte, ihr Inhalt könnte sich aufgelöst haben. Als ich aber in der gleichen Weise einen Schnitt behandelte, dessen Zellen unter der Einwirknng kalter Salpetersäure undurchsichtig geworden waren, sah ich die kugeligen Zellen noch undurchsichtiger werden und eine schwärzliche Farbe annehmen: das beweist, daß das Ätzkali die Zellen verkohlt, wenn seine Wirkung auf die der Salpetersäure folgt, während es bei Einwirkung auf Zellen im natürlichen Zustand diesen Erfolg nicht hervorruft. Man ist nicht berechtigt, aus diesem Versuche zu schließen, daß das Ätzkali den Inhalt der kugeligen Zellen nicht anflöst; denn die Löslichkeit dieser Substanz in Kalilauge wird durch die folgenden Versuche deutlich bewiesen. Bringt man ein Polster der Sinnpflanze in siedendes Wasser, so werden alle seine kugeligen Zellen undurchsichtig, was auf der Gerinnung ihres Inhaltes beruht. Gibt man dann zn der gewonnenen Substanz ein wenig Kalilauge, so löst sich jene rasch und verschwindet. Ich habe mich ein wenig über den Inhalt der kugeligen Zellen des Polsters verbreitet, weil dieses Organ das interessanteste an der Sinnpflanze ist, indem es ihr Bewegungsorgan darstellt.

Die Polster an der Ansatzstelle der Fiederstrahlen an der Spitze des Blattstiels weisen denselben Bau anf, wie das Polster an dessen Basis, nur sind ihre Zellen kleiner.

Der Blattstiel der Sinnpflanze weist an seiner Peripherie eine große Anzahl stark verlängerter Klostren auf; diese bilden soznsagen die Rinde des Blattstieles. In seinem Innern findet man gegliederte körperchenführende Zellgewebe und große körperchenführende Röhren, die wir schon oben erwähnt haben (Fig. 13 S. 22). In dem Zentrum des Blattstiels befinden sich Spiraltracheïden, die sich im natürlichen Zustande nicht abrollen, bei denen dies aber nach anhaltender Behandlung mit Salpetersäure gelingt. Die Blättchen der Sinnpflanze enthalten eine ungeheuere Anzahl von Nervenkörperchen. Um sie beobachten zu können, muß man die Pflanze bei der Temperatur siedenden Wassers eine Minute lang in Salpetersäure tauchen und dann in reines Wasser übertragen. Durch diese Behandlung werden die Blätter durchsichtig und lassen unterm Mikroskop ihre unzähligen Nervenkörperchen erkennen, die undurchsichtig geworden sind. Sie sind äußerst klein. Ihre Gruppen liegen besonders in der Umgebnng der Nerven oder vielmehr der Gefäße, die das Blättchen durchziehen. Die feinsten

Verzweigungen dieser Gefäße, die von den kugeligen Körperchen bedeckt sind, ähneln vollkommen einer mit Früchten beladenen Pflanze.

Die Wurzel der Sinnpflanze zeigt in ihrem zentralen Gewebesysteme Klostren zwischen dicken Gefäßen, die in der Gestalt, der Größe und der Stellung der körperchenführenden Röhren des Stammes sehr ähnlich sind; man sieht aber an ihren Wänden keine Nervenkörperchen. Das rührt wahrscheinlich von ihrer außerordentlichen Kleinheit und Durchsichtigkeit her.

Das gegliederte Zellgewebe ist in den dickeren Wurzeln in konzentrischen Markstrahlen und in den Würzelchen in Längsreihen angeordnet. Die Nervenkörperchen, die es enthält, sind äußerst durchsichtig. Sie werden auch unter dem Einflusse von Salpetersäure nicht undurchsichtig und sind deshalb hier viel schwerer zu sehen als im zentralen Gewebe des Stengels. Bekanntlich gibt es in den Wurzeln weder Mark, noch Markkrone, noch Tracheen. Das ist eine allgemeine Tatsache. Doch behaupten *Link* und *Treviranus*, Tracheen in den Wurzeln zu sehen. Da ich bei meinen zahlreichen Beobachtungen keine gefunden habe, glaube ich annehmen zu können, daß jene Forscher unterirdische Stengel untersucht haben, im Glauben, es seien echte Wurzeln. Diese sind nämlich leicht zu verwechseln: Ich habe in meinen Untersuchungen über das Wachstum und die Fortpflanzung der Gewächse*) angegeben, wie man sie unterscheiden kann. Diese unterirdischen Sprosse besitzen, wie ich mich überzengt habe, in der Tat Tracheen.

Das Rindensystem der Sinnpflanzenwurzeln unterscheidet sich nicht wesentlich vom Rindensysteme des Stammes, bezüglich seines anatomischen Baues; nur habe ich nicht gesehen, daß seine Parenchymzellen Stoffe enthielten, die unter dem Einflusse von Säure gerinnen.

Schneidet man einen jungen Sproß einer Sinnpflanze oder ein Blattstielpolster durch, so sieht man augenblicklich einen Tropfen einer durchsichtigen Flüssigkeit ausfließen, die unter dem Mikroskop aus einer ungeheueren Zahl durchsichtiger Kügelchen zusammengesetzt erscheint. Ich habe eine gewisse

*) Mémoires du Muséum d'histoire naturelle, t. 8. p. 29.

Menge von dieser Flüssigkeit auf einem Glasplättchen gesammelt. Als ich ein wenig stark verdünnte Salpetersäure zufügte, bildete sich sofort ein häutchenförmiges Gerinnsel, daß unter dem Mikroskop vollständig aus undurchsichtigen Kugeln bestehend sich erwies. Das sind die Kugeln, die man vorher ihrer Durchsichtigkeit wegen kaum wahrnehmen konnte. Nach Zufügung eines Tropfens Kalilauge lösten sich die Kugeln dieses Gerinnsels vollkommen auf. Die Eigenschaft dieser Flüssigkeit, durch Salpetersäure koaguliert zu werden, setzt uns in stand, zu entscheiden, in welchen Gefäßen sie enthalten ist. Wird ein dünner und durchsichtiger Längsschnitt an der Mitte eines jungen Stengels in kalte Salpetersäure getaucht und unter dem Mikroskop beobachtet, so sieht man, daß die einzigen Organe, die durch diese Behandlung undurchsichtig gemacht werden, einige Zellen des Markes und der Rinde sind, die, wie wir gesehen haben, einen gerinnbaren Inhalt haben. Alle anderen Organe behalten ihre Durchsichtigkeit. Es unterliegt also keinem Zweifel, daß die gerinnbare Flüssigkeit, von der hier die Rede ist, aus diesen durch den Schnitt oder die Verletzung der Pflanze geöffneten Zellen stammt.

Die verschiedenen hohlkörperchenartigen Organe im Pflanzengewebe, d. h. die Zellen, die Tracheen, die Membranröhren und die Klostren berühren sich gegenseitig bloß äußerlich. Niemals bestehen direkte Verbindungen zwischen ihren Hohlräumen. So können also die Flüssigkeiten, die sie enthalten, nur durch die Poren ihrer Wände wandern. Das Vorhandensein von Poren steht also außer Zweifel, aber man würde sich sehr täuschen, wollte man sie als Löcher, die eigens für den Wasserdurchtritt bestimmt sind, ansehen. Sie sind nichts anderes als interzellulare Zwischenräume. Die Organe bestehen meist aus kugeligen Körperchen, wie wir weiter unten sehen werden, wenn wir uns mit der tierischen Organisation befassen. Nun müssen selbstverständlich diese kugeligen Körperchen beziehentlich Zwischenräume freilassen, die zwischen den polyedrischen Teichen der Mineralien nicht vorhanden sind, indem deren Flächen lückenlos aneinander schließen. Daher kommt die große Durchlässigkeit der organischen Gewebe für Flüssigkeiten, ohne daß man ein Loch oder eigentliche Poren darin beobachten könnte, selbst wenn es sich um die allerdurchlässigsten Gewebe handelt. Die menschliche Epidermis z. B., deren Durchlässigkeit so besonders beträcht-

lich ist, läßt dennoch bei stärkster Vergrößerung keine Poren erkennen So würde *Mirbels* Hypothese über die Existenz sichtbarer Poren in den Wänden der pflanzlichen Röhren und Zellen schon durch die Größe und Form dieser angeblichen Poren zweifelhaft werden, wenn sie nicht schon durch die direkte Beobachtung hinfällig würde.

Die Flüssigkeiten müssen, um von dem Hohlraume eines Organs in einen anderen hinüberzutreten, durch die beiden zusammenhängenden Wände dieser Organe hindurchtreten; denn die Beobachtung lehrt, daß jedes dieser Organe eine Membran für sich hat, und daß nicht je zwei von ihnen an ihrer Berührungsstelle eine gemeinsame haben. Wir haben nämlich gesehen, daß man durch Behandlung mit siedender Salpetersäure die Zellen des Markes voneinander isolieren kann, die sich dabei als vollständige Bläschen erweisen. Ebenso verhält sich das gegliederte Zellgewebe, bei dem jedes der Glieder sich loslöst nnd eine geschlossene Blase bildet. So sind die Zellen nichts anderes als einfach zusammengeklebte Blasen, ohne jeden inneren Zusammenhang, und ihre eigentliche Form ist die einer Kugel. Durch die Gleichmäßigkeit des Druckes nach allen Richtnngen nehmen sie oft eine regelmäßig-polyedrische Gestalt an. Die isolierten kleinen Zellen behalten oft die Kugelform, wie wir an den Nervenkörperchen gesehen haben. Ich habe diese Kugelform der Zellen auch an der harten Substanz beobachtet, die den Kern oder das Endokarp der Aprikose bildet. Wird diese Substanz der Behandlung mit Salpetersäure in der Siedehitze ausgesetzt, so verliert sie ihre Härte; ihre Elemente lösen sich mit Leichtigkeit voneinander los, nnd man sieht, daß sie vollständig aus kleinen bläschenförmigen kugeligen Zellen zusammengesetzt ist, wie Fig. 19 lehrt. Diese Zellen enthielten eine sehr harte feste Substanz, deren Auflösung die Salpetersäure bewirkt hat. Hier erkennt man besonders deutlich die Unabhängigkeit der Zellen voneinander, nnd ihre Kngelgestalt. Die Klostren, die nichts anderes sind als kugelige Zellen, die sich in besonderer Weise entwickeln, haben ebenfalls keine gemeinsamen Wände an den Berührungsstellen; ebenso verhält es sich mit den Röhren der Pflanzen; man erhält sie dnrch die mitgeteilte Methode vollkommen frei nnd losgelöst von den umgebenden Organen, mit denen sie in einfacher Berührung



Fig. 19.

standen. Die Röhren, die zu Bündeln vereinigt sind, haben an den Berührungsstellen ebenfalls keine gemeinsamen Wände; denn ich habe immer gesehen, daß sie sich voneinander loslösen, und jede ein vollständiges Rohr bildete. Zu meinem lebhaften Bedauern sehe ich mich wieder genötigt, einem so berühmten Naturforscher wie *Mirbel* zu widersprechen, so daß es scheinen könnte, ich hätte mir vorgenommen, ihm in jeder Hinsicht zu widersprechen — so sehr stehen unsere Beobachtungen in Gegensatz zueinander. Nach *Mirbel* sollen die Zellen an ihrer Berührungsfläche eine gemeinsame Wand besitzen; dasselbe soll an den zu Bündeln vereinigten Röhren der Fall sein, und die äußersten Röhren sollen wieder mit den umgebenden Zellen zusammenhängen. Auf diese Angaben, die mit den Beobachtungen in Widerspruch stehen, gründet *Mirbel* eine Theorie der pflanzlichen Organisation, deren Schwäche einleuchtet. Nach den Ansichten dieses Forschers sollen alle Röhren und alle Zellen nur verschiedene Bildungen eines einzigen membranösen Gewebes sein, das sich durch die ganze Pflanze hindurchzieht, und deren Grenze die Epidermis sein soll. Von diesem Standpunkte aus würde, um mich eines groben, aber zutreffenden Vergleiches zu bedienen, das pflanzliche Gewebe einem Brote ähneln, dessen zusammenhängende Substanz eine große Zahl von kleinen Hohlräumen führen würde. Aber die Beobachtung steht mit dieser Theorie nicht im Einklange; sie lehrt, daß jede Röhre und jede Zelle ein besonderes Organ mit eigenen Membranen ist, das sich deutlich von den umgebenden Organen abheben läßt, so daß man annehmen könnte, die verschiedenen Zellen seien miteinander nur verklebt. Man kann auch meinen, die Salpetersäure zerstöre eine Zwischenmembran zwischen den einzelnen Zellen; das wäre aber nur eine Hypothese. Wir werden am Schlusse dieses Werkes Beobachtungen über den Bau der Tiere kennen lernen, die meine neue Theorie stützen und die Gewebe als eine Vereinigung einer ungeheueren Zahl von Zellbläschen erscheinen lassen, deren Wände sich berühren und durch einfache Adhäsion aneinander festhalten.

II. Beobachtungen über die Bewegungen der Sinnpflanze[3]).

Seit langer Zeit ziehen die Bewegungserscheinungen an der Sinnpflanze aller Augen auf sich und bilden einen Gegenstand wissenschaftlicher Forschung. Viele Beobachtungen und Versuche hat man an dieser Pflanze angestellt, ohne daß es gelungen wäre, die Ursache ihrer eigentümlichen Bewegungen zu entdecken. Die Arbeiten von *Duhamel* und *Dufay**) über diesen Gegenstand sind wohlbekannt. Zahlreich und beachtenswert sind die Versuche dieser beiden Forscher; doch lassen sie viel zu wünschen übrig. Man weiß noch nicht, welchem Gewebe der Sinnpflanze die Eigenschaft zukommt, die man als pflanzliche Reizbarkeit bezeichnet; eine Eigenschaft, die die Physiologen noch keineswegs von der Empfindlichkeit bei den Pflanzen unterschieden haben. Mit Anwendung meiner Ausdrücke werde ich sagen, daß die Nervimotilität und die Lokomotilität bei der Sinnpflanze nebeneinander bestehen. Man weiß nicht, ob besondere Organe oder Gewebe bei der Ausübung einer jeden dieser beiden Bewegungsfunktionen beteiligt sind; man weiß endlich nicht, welches die inneren Vorgänge sind, die die lokomotorische Bewegnng bei der Pflanze hervorrnfen. Wie könnte man auch zu einer Lösung dieser Probleme gelangen ohne Kenntnis der Anatomie dieser Pflanze? Diese Anatomie, die wir im vorstehenden Abschnitt gegeben haben, soll fortan unsere Untersuchungen leiten. Sie hat uns gezeigt, daß die Sinnpflanze einen sehr gut ausgebildeten Nervenapparat besitzt, besonders in den Blättern und in den Polstern, die an ihren Gelenken sitzen. Sollte dieser Nervenapparat, der Sitz der Nervimotilität der Pflanze, auch der Sitz der Lokomotilität sein? Der Versuch wird uns lehren, was wir davon zu halten haben.

Die lokomotorischen Bewegungen der Pflanzenorgane erfolgen keineswegs in derselben Weise wie die der tierischen Glieder. Bei diesen gibt es bewegliche Gelenke, und die eigentlichen Bewegungsorgane, die Muskeln, sind mehr oder weniger weit von diesen Gelenken entfernt. Bei den Pflanzen dagegen gibt es niemals bewegliche Gelenke, ihre Lokomotion erfolgt stets durch Biegung gewisser Teile von besonderer Zartheit und Weichheit. Hier befinden sich die Bewegungsorgane an

*) Mém. de l'ac. roy. des sc. 1736.

derselben Stelle, an der die Bewegung stattfindet. Das Gewebe des Organs erfährt an dieser Stelle eine innere Bewegung, die hier die Beugung oder die Streckung dieses Teiles bewirkt. Auf dieselbe Weise bewegen sich auch die Organe gewisser ungegliederter Tiere, wie die Cephalopoden, die Polypen usw. Ohne Zweifel beruht bei den letzteren die Bewegung auf einer Muskelfunktion. Ist aber das Gleiche auch bei den Pflanzen der Fall? Die Anatomie hat uns bei der Sinnpflanze nichts den Muskeln vergleichbares kennen gelehrt. Betrachten wir also die Art und Weise der Bewegung an den Blättchen dieser Pflanze. Wie bekannt, falten sich bei der geringsten Berührung, bei der geringsten Erschütterung ihre Blätter rasch zusammen, und zwar auf folgende Weise: die Blättchen legen sich paarweise mit ihren Oberseiten aneinander; durch diese Bewegung nähern sie sich ihrer gemeinsamen Achse, dem Fiederstrahl; die Fiederstrahlen beugen sich, indem sie sich gleichfalls ihrer gemeinsamen Achse nähern, dem Blattstiel, an dessen Spitze sie zu zweien inseriert sind; der Blattstiel selbst biegt sich, indem er sich von dem Stamme, an dem er sitzt, entfernt. Diese Bewegung des Blattstiels unter gleichzeitiger Entfernung ist so ausgiebig, daß er schließlich sich abwärts neigt und dem Teile des Stammes unterhalb seiner Insertionsstelle nähert; so erfolgt die Bewegung des Blattstieles in umgekehrtem Sinne wie die der Fiederstrahlen. Diese beiden letzteren nähern sich dem oberen Teile der Achse, von der sie ausstrahlen, der Blattstiel dagegen entfernt sich von dem Teile des Stammes, der über ihm liegt, und nähert sich dem darunter befindlichen. Alle diese Bewegungen finden mit Hilfe länglicher Polster statt, die an der Basis der beweglichen Organe liegen. Das Polster des Blattstiels ist groß genug, um zu Versuchen benutzt zu werden. Dieses Polster ist bei gehobenem Blatte gestellt wie bei *ab* (s. Fig. 17) angegeben; bei *cd* sieht man die Form, die es bei gebeugtem Stiel und gesenktem Blatt annimmt. Gerade wie im ersten Falle bildet es im zweiten einen Bogen, dessen Konvexität nach oben liegt. Die Neigung ist keineswegs durch einen Zustand der Erschlaffung bedingt, denn man stößt auf Widerstand bei dem Versuch, sie auszugleichen. Sie ist wirklich eine Lebensäußerung der Teile, aus denen sich das Polster zusammensetzt. Oben haben wir gesehen, daß dieses hauptsächlich aus kugeligen Zellen besteht, die eine gerinnungsfähige Flüssigkeit enthalten und von einem sehr zarten Zellgewebe umgeben sind, das eine Unmenge von Nervenkörperchen enthält;

dieses Gewebe ist ein besonders ansgebildetes Rindenparenchym; das Zentrum des Knotens wird von einem Gefäßbündel eingenommen. Znnächst war es nötig, zu erfahren, welcher der beiden Teile das Bewegungsorgan darstellt. Zu diesem Zwecke stellte ich folgendes Experiment an. Ich entfernte das Rindenparenchym des Polsters durch sanftes Schaben mit einem sehr scharfen Messer, so daß schließlich das zentrale Gefäßbündel nackt zurückblieb. Diese Operation brachte das Blatt nicht zum Absterben; nur die Blättchen blieben mehrere Tage zusammengefaltet. Das Ergebnis dieses Versuchs war der völlige Verlust der Beweglichkeit des Blattstiels; darans geht hervor, daß das Gefäßbündel nicht das Organ der Bewegung ist, die, wie ich annehme, dnrch das Rindenparenchym allein bewirkt wird. Die zwei entgegengesetzten Bewegungen, die Biegung und die Anfrichtnng, die das Polster ansführt, schienen mir in Zusammenhang mit der Tätigkeit des unteren Teiles (*a*) und des oberen Teiles (*b*) zn stehen (Fig. 1), und so entfernte ich durch einen Längsschnitt das gesamte Rindenparenchym der Oberseite mehrerer Polster. Dieselbe Operation führte ich auf der Unterseite mehrerer anderer Polster ans. Die Blätter blieben am Leben und behielten ihr normales Verhalten bei, abgesehen von den Bewegungserscheinungen des Blattstiels. Diese Bewegungen werden vollständig anfgehoben bei Stielen, an denen das Rindenparenchym der nnteren Polsterseite entfernt worden war. Diese Stiele blieben dauernd abwärts geneigt und machten keine Versuche, sich aufznrichten. Diese Tatsache zeigte mir, daß die Aufrichtung des Stiels nicht dnrch die Oberseite des Polsters erfolgt; denn diese Seite, die vollkommen nnverletzt geblieben war, hätte sonst die Anfrichtung des Stiels ausgeführt. Dagegen richteten sich alle Stiele, bei denen das Rindenparenchym der oberen Polsterseite entfernt worden war, sofort auf, ja sogar in noch höherem Maße, als sie es vor der Operation zu tnn pflegten; und ich bemerkte, daß sie sich nicht mehr, wie früher, des Nachts abwärts neigten; auch Stöße, die ich ihnen versetzte, vermochten die Senkung nicht anszulösen. Um diese hervorzurufen, wandte ich Mittel an, die mir als die energischsten bekannt waren, wie z. B. leichtes Anbrennen der Blättchen. Dieses Mittel verursachte eine leichte Andeutung einer Beugung bei einigen Blattstielen und ließ andere völlig nnbewegt. Ich konnte beobachten, daß dieser Unterschied daranf beruhte, daß bei den ersteren die Oberseite des Polsters nicht genau bis zn dessen Mitte entfernt worden

war; ich vervollständigte diese Operation, und danu blieben auch die Blattstiele unbeweglich anfgerichtet. Die Tatsache, daß sich der Stiel nach Entfernung des Rindenparenchyms an der oberen Blattseite anfrichtet, zeigte mir, daß die Anfrichtung nicht anf der Tätigkeit dieser Oberseite beruht. Sie zeigte mir ferner, daß sie der unteren Seite zuzuschreibeu ist. So bewirkt die Tätigkeit der Oberseite *a* allein des längs durchschnitten gedachten Polsters die Senkung, der Unterseite *b* allein die Hebung des Blattstiels; im zweiten Verlauf war die Hebung ausgiebiger als im natürlichen Zustande, weil der hebenden Wirkung der Uuterseite nicht mehr die senkende der Oberseite entgegenarbeitete. Einige Tage nach diesem Versuche beugten sich die Blätter abwärts, während die andereu Blätter der Pflanze in aufgerichteter Stellung verharrten. Diese Tatsache stand in Widerspruch mit meinen vorangehenden Experimenten; ich forschte uach ihrer Ursache, und in der Vermutung, daß den Pflanzen Wasser mangelte, begoß ich sie; bald darauf richteten sich die gesenkten Blattstiele in die Höhe. Diese Tatsache zeigte mir, daß in diesem Falle die Beugung der Stiele keineswegs die Folge eines Lebensprozesses war, sondern einfach auf Erschlaffung der Zellen aus Wassermaugel beruhte. Der Saftzufluß in die Zellen veranlaßte eine Hebung des Stiels, der sich nicht mehr beugte, infolge meiner Vorsorge, die Pflanze genügend zu begießen. Diese Tatsache lehrte, daß der Lebensprozeß, mittels dessen die nntere Polsterhälfte *b* die Hebung des Blattstiels ausführt, nur mit Hilfe genügender Säfte stattfindet, und brachte mich auf die Vermutung, daß das gleiche auch für jenen gilt, mittels dessen die obere Hälfte die Senkung ausführt. Immerhin wollte ich mich durch das Experiment davon überzeugen. Zn diesem Zwecke entfernte ich die untere Polsterhälfte an drei Blättern eines stark gestreckten Stengels, und nachdem ich diesen gebogen hatte, bis seine Spitze abwärts gerichtet war, hielt ich ihn in dieser Lage fest. Auf diese Weise war die obere Polsterhälfte, die den drei Blättern einzig und allein geblieben war, abwärts gerichtet, sie war znr Uuterseite geworden. Am ersten Tage veranlaßte das Gewicht der Blätter eine leichte Senkung, aber vom zweiten Tage an waren Blatt nnd Stiel aufwärts gerichtet infolge der Krümmung der Seite *a*, die in diesem Versuche zur Unterseite geworden war. Diese Stellung behielten sie während der Nacht nnverändert bei, und äußere Reize, die ich auf die Blättchen wirken ließ, verursachten auch keine Veränderung.

Dieser Zustand beständiger Aufrichtung oder vielmehr Aufwärtsbiegung blieb vierzehn Tage bestehen. Während dieser Zeit hatte ich die Pflanze nicht begossen und im Schatten gehalten, damit die Blätter bei mangelndem Saftzufluß nicht durch die Sonnenstrahlen ausgetrocknet würden. Dann sah ich die Blattstiele sich durch Verschwinden der Biegung von der Polsterhälfte *a* senken. Die anderen Blätter der Pflanze hatten zum größten Teil ihre Beweglichkeit verloren: bei heftiger Berührung mit dem Finger beugten sich die Blättchen nur ungenügend, und der Blattstiel verharrte in Ruhe. Ich begoß nun die Pflanze, und nach einigen Stunden sah ich die Blattstiele durch eine erneute Krümmung von *a* infolge Umkehrung des Blattes mit abwärts gerichteter Konvexität wieder nach oben gerichtet. Dieser Versuch lehrte zweierlei: 1) daß die Krümmung der oberen Hälfte *a* das Ergebnis eines Lebensvorganges ist; 2) daß dieser Lebensvorgang an Kraft einbüßt, wenn der Saftzufluß herabgesetzt ist, und daß sie wieder an Kraft gewinnt bei Wiederzuführung reichlicher Saftmengen. Es folgt außerdem aus diesem Versuche, daß die Hälften *a* und *b* des Polsters dieselben Lebensvorgänge aufweisen, aber in entgegengesetztem Sinne. Die Hälfte *a* beugt durch überwiegende Lebenstätigkeit den Stiel abwärts, und die Hälfte *b* hebt ihn wieder ihrerseits durch überwiegende Kraft aufwärts. Im vorangehenden Versuche haben wir gesehen, daß ungenügender Saftzufluß eine außerordentlich starke Herabsetzung der Beweglichkeit der Sinnpflanzenblätter bedingt; diese Beobachtung bekräftigt die Vorstellung von der großen Rolle, die der Saftzufluß bei den Bewegungen dieser Pflanze spielt.

Im vorangehenden Abschnitte habe ich gesagt, daß ich zur Untersuchung der inneren Organisation des Polsters dieses in zarte Schnitte zerlegte. Diese Operation lehrte mich ein neues Phänomen kennen: legt man diese Schnitte in Wasser, so sieht man sie sich augenblicklich im Kreise biegen. Kommen diese Schnitte von der oberen Polsterhälfte, so kommt ihre Konkavität stets auf die Seite zu liegen, die der Achse oder dem Zentrum des Polsters zugewendet war. Dasselbe gilt von den Schnitten der unteren Polsterhälften *b*; das Polster besteht also aus zwei antagonistischen Hälften, die ein entgegengesetzt gerichtetes Krümmungsbestreben besitzen. Die obere *a* beugt den Blattstiel, die untere *b* hebt ihn wieder. Die Wirkung dieser Kräfte zeigt sich an den Schnitten mit Deutlichkeit erst dann, wenn man sie in Wasser legt, das sicherlich eine große Rolle bei

der Entwicklung dieser elastischen Kräfte spielt. In der Tat haben wir gesehen, daß im natürlichen Znstande erst die Gegenwart reichlicher Saftmengen den Hälften ihre Kraft gibt. Das könnte zur Vermutung führen, daß ihre elastische Kraft in einer Art von Turgeszenz der durch reichliche Flüssigkeitsmengen angeschwollenen Zellen besteht. Aber wie soll man sich eine Turgeszenz vorstellen, die abwechselnd ein Organ beugt und wieder streckt? Man müßte denn annehmen, daß die Flüssigkeit sich abwechselnd, bald auf die obere, bald auf die untere Seite des Polsters im Überschuß hinbewegt. Man müßte ferner annehmen, daß in den dünnen Schnitten auf dem Polster, die sich im Kreise biegen, die Flüssigkeit im Überschusse die Zellen der Konvexseite erfüllte und in geringerer Menge in diejenigen der Konkavseite eindränge. Diese rein hypothetischen Erklärungen hätten für die Wissenschaft durchaus keinen Wert. Wir beobachten hier nur die eine Tatsache, daß nämlich eine elastische Kraft besteht, die abnimmt oder sogar ganz verschwindet bei Abwesenheit einer genügenden Wassermenge, und die nach Umständen das Polster bald abwärts, bald aufwärts biegt. Das Resultat dieser Kraft ist die Beugung des lebenden Gewebes in einem bestimmten Sinne. Ich werde diese Erscheinung mit dem Namen »Inkurvation« bezeichnen. Die Ober- und die Unterseite des Polsters haben ein entgegengesetzt gerichtetes Inkurvationsbestreben; diese Inkurvation äußert sich an allen noch so zarten Schnitten, in die die Hälften mechanisch zerlegt werden können. Sie hört sofort auf, wenn man die gebogenen Schnitte in Flüssigkeiten einlegt, die das Leben vernichten, wie z. B. in Säuren und Alkalien. Die bloße Berührung mit diesen Flüssigkeiten bringt augenblicklich die Krümmung zum Verschwinden. Die Schnitte strecken sich und sind keiner neuen Krümmung mehr fähig: die elastische Inkurvation ist also eine Lebenserscheinung. Die beiden Teile, deren Antagonismus abwechselnd die Beugung und die Streckung des Blattstiels veranlaßt, hängen bezüglich ihrer Betätigung von verschiedenen Bedingungen ab. Die Beugung der oberen Hälfte *a* wird durch die Mehrzahl äußerer Einflüsse veranlaßt, die die ganze Pflanze treffen oder auch nur einzelne ihrer Teile: so z. B. Stöße, plötzliche Kälte- oder starke Wärmewirkungen, die Anwendung kaustischer Substanzen usw. Dann erfährt die untere Hälfte eine Beugung in einem Sinne, der ihrem natürlichen Krümmungsbestreben entgegengesetzt ist: das ist der Erfolg einer plötzlichen

Verstärkung und eines Überwiegens der Kraft der oberen Hälfte *a*. Die natürliche Krümmung der Hälfte *b* äußert sich ihrerseits in überwiegendem Maße durch das bloße Fehlen von Bedingungen, die eine Krümmung der oberen Hälfte veranlaßt hatten, d. h. durch Ruhe. Der Einfluß des Lichtes löst in gleicher Weise das Überwiegen der Unterseite aus; ebenso verliert sie es und veranlaßt so ein Überwiegen der Oberseite durch die bloße Abwesenheit dieses Faktors; deshalb beugen sich die Blätter des Abends.

Bisher haben wir das Polster der Sinnpflanze so betrachtet, als bestände es nur aus zwei antagonistischen Hälften, einer oberen *a*, die den Blattstiel beugt, und einer unteren *b*, die ihn wieder streckt. Diese beiden Bewegungen sind in der Tat die einzigen, die das Polster im Naturzustande ausführt; man kann ihm aber andere aufzwingen. Wenn man z. B. das Blatt so biegt, daß man es aus seiner normalen Stellung zum Licht bringt, so sieht man, wie diese Richtung bald wiederhergestellt wird, und das oft unter seitlicher Biegung des Polsters. In der Tat krümmen sich dünne Schnitte von den Seiten des Polsters beim Eintauchen in Wasser in Kreisform in der gleichen Weise wie Schnitte von der Oberseite und Unterseite; mit einem Wort, von welchem Teile des Polsters man auch einen Schnitt nehmen mag, immer hat dieser die Fähigkeit, beim Eintauchen in Wasser eine Krümmung anzunehmen, deren Konkavität nach der Achse des Polsters gerichtet ist. Das Polster des Blattstiels ist so beschaffen, daß es sich in jeder Richtung bewegen kann; indessen bewegt es sich gemeinhin nur in zwei Richtungen: im Sinne der Beugung, die Entfernung, und im Sinne der Streckung, die Annäherung des Stiels darstellt. Nun ist es sehr bemerkenswert, daß in demselben Augenblick und unter dem Einflusse derselben Ursache die Blättchen und die Fiederstrahlen sich in einer Richtung bewegen, die der des Blattstiels entgegengesetzt ist. Tatsächlich bewegen sich, wenn man eine Bewegung des Sinnpflanzenblattes veranlaßt, die Blättchen und die Fiederstrahlen im Sinne der »Adduktion«, sie nähern sich dem gemeinsamen oberen Teile der Achse, die sie trägt; der Blattstiel hingegen bewegt sich im Sinne der »Abduktion«, er entfernt sich von dem Stamme, an dem er inseriert ist; und diese Abduktionsbewegung ist so ausgiebig, daß der Blattstiel sich dem Teile des Stammes, der unter seiner Insertionsstelle liegt, nähert. Überläßt man diese Organe sich selbst, so bewegen sie sich bald in einem der

ausgelösten Bewegung entgegengesetzten Sinne, d. h. Blättchen und Fiederstrahlen im Sinne der Abduktion, Blattstiele im Sinne der Adduktion.

Wir haben eben gesehen, daß die Reizbarkeit der Mimose in einer vom Leben abhängigen Krümmung besteht, die abwechselnd in entgegengesetzt gerichtetem Sinne unter dem Einflusse gewisser Außenbedingungen vor sich geht. Überall sehen wir die gleiche Erscheinung, d. h. vitale Krümmung lebenden Gewebes. Hedysarum gyrans zeigt uns in den unaufhörlich schwingenden Blattstielen eine »oszillierende Krümmung«, d. h. eine solche, die abwechselnd in zwei entgegengesetzten Richtungen vor sich geht. Die Staubfäden von Cactus opuntia und von Berberis vulgaris zeigen gleichfalls bei Berührung die Erscheinung einer einfachen, in bestimmter Richtung erfolgenden Krümmung, der einige Zeit nach Aufhören des auslösenden Einflusses eine Streckung folgt. Das gleiche ist der Fall bei der Venusfliegenfalle (Dionaea muscipula). In all diesen Fällen findet die Krümmung nur in einer bestimmten Richtung statt. Nur ein einziger Bogen kann gebildet werden, der entweder mit dem Zustande der Streckung oder dem entgegengesetzt gerichteten Bogen abwechselt. Aber in einigen Fällen findet die Krümmung in verschiedenen Richtungen statt, wie das Beispiel einer Pflanze aus der Gattung Ipomaea lehrt, die *Turpin* auf den Antillen beobachtete; es war eine noch unbeschriebene Pflanze, die er Ipomaea sensitiva nennt. Das Gewebe der Blumenkronblätter dieser Pflanze wird ausgespannt erhalten durch Rippen oder Nerven, die bei der leisesten Berührung sich beugen oder wellenförmig krümmen, indem sie das Gewebe der Kronblätter mitziehen, so daß die Korolle sich völlig schließt. Sie öffnet sich bald nach Aufhören des Einflusses, der die Krümmung veranlaßte. Diese Erscheinung, deren Beobtung wir *Turpin* verdanken, unterscheidet sich übrigens im Grunde genommen nicht von jenen, die wir an der Blumenkrone der Convolvulus-Arten beobachten, mit denen ja die Gattung Ipomaea nahe verwandt ist. In der Tat ist es derselbe Mechanismus, mittels dessen sich die Krone dieser Pflanzen des Abends schließt und des Morgens öffnet. Durch den gleichen Mechanismus öffnen und schließen sich auch die Korollen der Nyctagineen. Ipomaea sensitiva weist keine Besonderheit auf, als das Vermögen der Blumenkrone, unter dem Einflusse mechanischer Reize ihre Gestalt zu ändern. Diese verschiedenen Beobachtungen zeigen, daß die oszillatorische Inkurvation der

Pflanzenteile bald einfach oder nur in einer Richtung erfolgt, bald wellenförmig oder durch mehrfache Krümmung.

Außer den oszillatoren Krümmnngen gibt es bei den Pflanzen auch fixierte, d. h. solche, auf die keine Streckung mehr folgt. Diese zweite Art von Bewegnng ist viel häufiger als die erste, von der sie nicht wesentlich verschieden ist. Der Frnchtknoten der Balsamine bietet hierfür ein bemerkenswertes Beispiel. Im Zustand der Reife trennen sich die einzelnen Fruchtblätter voneinander und rollen sich spiralig auf. Vor ihrer Trennung übten sie vermöge ihrer elastischen Kräfte oder durch ihr Krümmungsbestreben aufeinander einen Drnck aus. Ranken nnd Schlingpflanzen, die sich in spiraliger Krümmung um ihre Stütze winden, zeigen uns gleichfalls ein Beispiel fixierter Krümmung. So kann man den allgemeinen Satz aufstellen, daß die Lokomotion der Pflanzen in einer Tendenz zur Krümmung, und zwar zur oszillatorischen oder fixierten besteht. Ich will hier gar nicht den Versuch machen, die Ursache dieser pflanzlichen Lebenserscheinungen zu ergründen. Es wäre übrigens ein vergebliches Bemühen, auf Grund der bisher erlangten Kenntnisse. Man kann die Erscheinungen in der Natur nur dadurch erklären, daß man die Tatsachen unter gemeinsamen Gesichtspunkten zusammenfaßt. Nun stellt aber die Tatsache der vitalen Inknrvation für uns ein isoliertes Phänomen dar. Erst durch das Studium der tierischen Bewegung werden wir neue Tatsachen derselben Art kennen lernen, mit deren Hilfe wir versuchen können, diese Erscheinnng zu erklären. Ich werde mich hier also damit begnügen, zu zeigen, daß die pflanzlichen Krümmungen eine Art von Nervenwirkung sind, die durch äußere Bedingungen ausgelöst werden.

Stöße und Erschütternngen sind die Mittel, die am häufigsten angewandt werden, wenn man die Bewegungen der Mimosa betrachten will. Faltet sich ein Blatt unter dem Einfluß eines Stoßes zusammen, so darf man mit Recht annehmen, daß dieser Einfluß direkt auf die beweglichen Polster übermittelt werde. Dasselbe kann man annehmen, wenn eine auf die ganze Pflanze wirkende Erschütterung das Zusammenfalten aller Blätter bedingt. So lassen uns diese Versuche im Zweifel darüber, ob der Bewegung oder der Krümmung der Polster eine nervimotorische Bewegung vorausgeht; sie erlauben keine Unterscheidung zwischen Nervimotilität und Lokomotilität. Das ist aber nicht der Fall, wenn man die Bewegungen der Sinnpflanze durch Eingriffe hervorruft, die sich nur auf einen beschränkten

Teil erstrecken, der mehr oder weniger weit von den bewegenden Polstern entfernt ist. Die Bewegung, die die Organe dann ausführen, zeigen deutlich, daß sie die Folge einer nervösen Bewegnng sind, daß also bei der Sinnpflanze Nervimotilität nnd Lokomotilität dentlich getrennt nebeneinander bestehen. Verbrennt man zum Beispiel ein Blättchen mit Hilfe einer Sammellinse oder mit einem kleinen Flämmchen, so sieht man dieses Blättchen augenblicklich sich mit seinem Gegenüber zusammenfalten. Die benachbarten Blättchen falten sich bald darauf, und die Bewegung teilt sich so von rechts nach links und von oben nach unten mit bis zur Basis des Fiederstrahls, der die Blättchen trägt. Die anderen Fiederstrahlen falten sich auch, und dann sieht man, wie die Bewegung sich weiterhin von rechts nach links und von oben nach nnten den Blättchen mitteilt, die sie tragen. Während dieser Vorgänge und nach Ablauf einer gewissen Zeit sieht man, wie der Blattstiel sich krümmt. Doch nicht genng damit, die übrigen Blätter, die oberhalb und unterhalb des gebrannten Blattes an demselben Stamme sitzen, setzen sich eines nach dem anderen in Bewegung, und man sieht, wie die Faltung der Fiederstrahlen und der Blättchen auf die Senknng des Blattstieles folgt. Unverkennbar besteht hier eine unsichtbare Bewegung, die sich schrittweise fortpflanzt. Es geht also der Lokomotion ein Lebensvorgang voraus, der seinerseits auf den äußeren Eingriff folgt. Dieser Vorgang ist die Nervimotion; eine an sich unsichtbare Bewegung, die wir nur an ihren Wirkungen erkennen; eine Bewegnng, deren Verlauf man verfolgen und berechnen kann; eine Bewegung, die schließlich die pflanzliche Lokomotion auslöst, wenn sie an Organe gelangt, die vermöge ihres Baues der Bewegnng fähig sind. Die Nervimotion erscheint als ein passiver Lebensvorgang, d. h. ein solcher, der durch nervimotorische Einflüsse vermittelt wird. Diese primäre vitale Bewegung ist die Ursache der sekundären vitalen Bewegung oder der Lokomotion, die die Ortsveränderung der Organe bewirkt. Diese sekundäre vitale Bewegung nennen wir spontan, weil sie unmittelbar von einer vitalen Ursache abhängt. Die lokomotorische Fähigkeit kommt nnr den Polstern der Sinnpflanze zn.

Allen anderen Teilen der Pflanze ist diese Eigenschaft fremd. Auch haben wir gesehen, daß sie die nervösen Organe auch nur in geringer Zahl besitzen. Richtet man daher den Fokus eines Brennglases auf die Blüten der Sinnpflanze, so

läßt sich äußerlich keine Bewegung der Blüten oder ihres langen gemeinsamen Blütenstiels wahrnehmen. Aber eine Nervimotion wird doch hervorgerufen, denn einige Augenblicke später sieht man die Blätter des Stammes sich nacheinander zusammenfalten. Dasselbe findet statt, wenn man die noch unentwickelten Knospen benutzt. Eine etwas heftige Erwärmung, die wir mit denselben Mitteln auf die Rinde des Stammes wirken lassen, löst dieselbe Bewegung an den Blättern aus. Ist ein Blatt völlig zusammengefaltet, und kann man an ihm keine wahrnehmbare Bewegung mehr auslösen, so ist es doch noch weiterhin einer Nervimotion fähig, denn die Verbrennung seiner Blättchen löst die Zusammenfaltung der Blätter des gleichen Stammes aus. Diese Tatsachen zeigen, wie die Nervimotilität allen Teilen der Pflanze zukommt, und wie deutlich sie von der Lokomotilität sich unterscheidet. Da drängt sich mir eine äußerst wichtige Frage auf. Wir sehen, wie die an einer bestimmten Stelle der Pflanze ausgelöste Nervimotion sich schrittweise auf die benachbarten Teile fortpflanzt. Findet nun diese Übertragung jener unsichtbaren Bewegung durch alle inneren Organe der Pflanze hindurch statt, oder gibt es bestimmte Organe, die besonders von diesem Leitungsvorgange betroffen werden? Zur Lösung dieser Frage habe ich zahlreiche Versuche angestellt und zum großen Teile sehr schwierige; ich will sie jetzt auseinander setzen. Ich entfernte einen Rindenring an einem Blatte. Wie man sich denken kann, falteten sich alle Blätter zusammen infolge der Erschütterung, die mit diesem Eingriffe verbunden war. Aber sehr bald nahmen sie ihre ausgebreitete Lage wieder ein. Dann brannte ich einige Blättchen des über der entrindeten Stelle sitzenden Blattes leicht an. Dieses Blatt faltete sich, und einige Augenblicke später falteten sich auch die anderen unter jener Stelle sitzenden Blätter chen zusammen. Ich wiederholte den Versuch durch Anbrennen der Blättchen des unter der entrindeten Stelle sitzenden Blattes. Die über dieser Stelle sitzenden Blättchen falteten sich bald zusammen. Diese Versuche zeigten mir, daß die Nervimotion sich ebenso gut acropetal als basipetal trotz Entfernung der Rinde fortpflanzt. Nach Entfernung eines Rindenringes öffnete ich den Markkanal von der Seite her. Nach dieser Operation und der notwendigen Ruhepause brannte ich einige Blättchen des über der Operationsstelle liegenden Blattes an. Die darunter liegenden Blätter falteten sich zusammen trotz der gleichzeitigen Entfernung von Rinde und Mark. Die oberhalb und

unterhalb der Operationsstelle liegenden Blättchen standen miteinander nur noch durch den zentralen Holzteil in Verbindung.

Ich wollte nun wissen, ob etwa das Mark allein die Fähigkeit besitzt, die Nervimotion zu übertragen. Zu diesem Zwecke wählte ich eines der letzten Internodien eines Stammes, der noch grün und saftreich war. Auf drei Seiten entfernte ich mit einem scharfen Messer alle Gewebe bis auf das Mark. Dann unterstützte ich den Stengel, der durch diese Operation schwach geworden war, mit einer kleinen Holzschiene, die ich mit einem Faden über und unter der Operationsstelle befestigte. Dann entfernte ich noch das Gewebe bis zum Marke auf der Seite, die bisher nnverletzt geblieben war. Mit der Lupe überzeugte ich mich, daß das Mark ringsum nackt war. Dann umwickelte ich die Wunde mit feinster Baumwolle und wartete, bis die Blätter unter der Wunde sich entfaltet hatten; denn das Blatt über ihr entfaltete sich überhaupt nicht mehr. Da ich aus meinen vorangehenden Versuchen wußte, daß ein zusammengefaltetes Blatt ebenso gut wie ein entfaltetes jene Fähigkeit besitzt, brannte ich dieses leicht an. Die Blätter nnter der Operationsstelle führten keinerlei Bewegung aus, wie stark auch die Verbrennnng des oberen Blattes war. Dieser Versuch lehrte, daß das Mark keine nervimotorische Bewegnng überträgt.

Es blieb noch die Frage übrig, ob die Rinde die Fähigkeit zur Übertragung der Nervimotion besitzt. Ich präparierte also einen Stengel in der Weise, daß sein oberer Teil mit dem unteren nur durch einen Rindenlappen in Verbindung stand, der kaum den dritten Teil der genannten Rinde ausmachte. Diese Operation wurde mit solcher Leichtigkeit ausgeführt, daß die Blätter des unter der operierten Stelle liegenden Stammteiles sich nicht zusammenfalteten, so daß ich den Versuch unmittelbar nach der Operation anstellen konnte. Nach Verbrennnng der Blätter des oberen Stammteiles falteten die des unteren sich gar nicht, was beweist, daß die Rinde keinerlei Nervimotion überträgt. In einem vorangehenden Versuch hatte ich das entgegengesetzte Resnltat erhalten, was mich annehmen ließ, daß die Rinde fähig sei zur Übermittlung der Nervimotion. Aber nach mehrfacher sorgfältiger Wiederholung des Versuches habe ich mich vollständig überzeugen können, daß der Rinde diese Fähigkeit keineswegs zukommt, und daß, wenn sie einmal zur Leitung befähigt schien, es daher rührte, daß ich bei ihrer Ablösung einige Fasern des zentralen Gefäßbündels

mitgenommen hatte. Durch diese Fasern hatte sich in den täuschenden Versuchen die Nervimotion fortgepflanzt.

Es war wichtig zu wissen, ob das mit Nervenkörperchen erfüllte Gewebe, aus dem das Polster zum größten Teile besteht, zur Übertragung der Nervimotion befähigt ist. Zur Ausführung dieses Versuchs mußte ein Stück dieses Gewebes isoliert zurückgelassen werden durch völlige Entfernung des Gefäßbündels im Zentrum des Polsters. Diese Operation ist äußerst schwierig; schließlich gelang mir ihre Ausführung, und ich erhielt ein Blatt, das mit dem Stamme nur durch ein Stück Zellgewebe aus dem Blattpolster zusammenhing. Ich verbrannte die Blättchen dieses Blattes; aber die übrigen Blätter des Stengels blieben völlig unbeweglich, woraus hervorging, daß das mit nervösen Organen erfüllte Zellgewebe, aus dem der Hauptsache nach das Polster besteht, überhaupt keine Nervimotion fortpflanzt. Ich stellte nun den Gegenversuch an. Ich entfernte das ganze Zellgewebe und ließ nur das zarte zentrale Gefäßbündel des Polsters zurück, so daß dieses allein den Zusammenhang zwischen Blatt und Stamm vermittelte. Ich verbrannte seine Blättchen, und bald darauf falteten sich die übrigen Blätter des Stammes zusammen.

Aus diesen Versuchen folgt, daß das Mark, die Rinde und das von Nervenkörperchen erfüllte Gewebe, aus dem der Knoten besteht, in gleicher Weise unfähig sind, die Nervimotion fortzupflanzen, und daß diese unsichtbare Bewegung ausschließlich durch den holzigen Teil des Zentralsystems übertragen wird. Die oben gebrachte anatomische Beschreibung aller Organe der Sinnpflanze setzt uns in Stand, nach den Ursachen dieses Unterschiedes in den Fähigkeiten dieser verschiedenen Teile zu forschen. Das Mark ist einzig und allein aus Zellgewebe zusammengesetzt, welches Nervenkörperchen führt. Da sie nun keine Nervimotion vermittelt, so beweist das, 1) daß das Zellgewebe die Bewegung nicht fortpflanzt, 2) daß sie auch nicht mit Hilfe der in diesen enthaltenen Nervenkörperchen fortgepflanzt wird. Die Unfähigkeit dieser Nervenkörperchen zur Übertragung der Nervimotion läßt sich aufs deutlichste durch das an diesen Gebilden so reiche Zellgewebe des Polsters beweisen. Wir sind also gezwungen anzuerkennen, daß die Nervenkörperchen, die nach unserer Berechnungsweise die Träger der Nervenkraft sind, doch nicht die Organe zu deren Fortpflanzung darstellen.

Wir haben noch die Organisation des Rindengewebes, das

die Nervimotion nicht leitet, mit der des zentralen Gewebesystems, das die Leitung ausführt, zu vergleichen. Die Rinde besteht ausschließlich aus Fasern und gegliedertem Zellgewebe mit Nervenkörperchen. Der zentrale Holzteil besteht aus Gefäßen, körperhaltigen Röhren, Fasern und körperhaltigem, gegliedertem Zellgewebe. Die Unfähigkeit der Fasern und des Körperchen führenden gegliederten Zellgewebes zur Leitung der nervimotorischen Bewegung in der Rinde muß uns dazu führen, diese Funktion auch denselben Organen im zentralen Gewebesystem abzusprechen. Es bleiben aber in diesem Gewebe nur die Tracheen und die Körperchen führenden Röhren übrig, denen wir schließlich die Fähigkeit zur Leitung zusprechen können. Aber der Versuch lehrt, daß dieser Vorgang sich ohne Mitwirkung der Gefäße vollzieht. In der Tat habe ich gesehen, daß, wenn ich nur die zarteste Brücke aus der peripheren Partie des zentralen Gewebesystems zurückließ, diese Verbindung zwischen zwei Stengelteilen allein zur Fortpflanzung der Nervimotion zwischen diesen beiden Teilen genügte. Nun befinden sich die Gefäße ausschließlich in der Markkrone. Sie haben also in diesem Versuche nichts mit der Leitung der nervimotorischen Bewegung zu tun. Es bleiben also schließlich nur noch die Körper führenden Röhren übrig, denen wir diese Leitung zuschreiben können. Diese Röhren befinden sich im Vereine mit den Fasern im ganzen Holzteile verstreut. Nun kann man sich fragen, ob sie die Leitung der Nervimotion mit Hilfe des Saftes vollziehen, den sie leiten, oder mittels der Nervenkörperchen, die ihren Wänden aufsitzen. Wir haben oben die Unfähigkeit dieser Körper zur Bewegungsleitung festgestellt, es bleibt also nur der Schluß übrig, daß diese mit Hilfe des Saftes erfolgt. Diese Schlußfolgerung wird durch folgende Beobachtungen außer Zweifel gesetzt. Sicherlich sind die Teile, die den Saft leiten, die einzigen, die an der nervimotorischen Leitung beteiligt sind. Wenn zwei Stengelteile miteinander durch das Mark oder die Rinde allein in Verbindung stehen, so welkt und vertrocknet der obere Teil sehr bald, weil Mark und Rinde den Saft nicht zu transportieren vermögen. Wenn ein Blatt der Sinnpflanze mit dem Stengel nur noch das zentrale Gefäßbündel seines Blattstielpolsters in Zusammenhang steht, so fährt dieses zarte Bündel fort, das Blatt zu ernähren, und indem es ihm den Saft zuleitet, leitet es ihm auch die nervimotorische Bewegung zu. Alle Teile des zentralen Gewebesystems, welche Röhren, zum Saftleiten

geeignet, enthalten, besitzen auch gleichzeitig die Fähigkeit, die nervimotorische Bewegung zu übermitteln. Ohne Zweifel findet also auch die Übermittlung des »Nervenprinzips« bei der Sinnpflanze nur durch den Saft statt. Die Nervenkörperchen haben mit dieser Übertragung nichts zu tun, obwohl sie die Organe der Bildung der Nervenkraft unter dem Einflusse äußerer Reize sind.

Die Nervimotilität kommt nicht ausschließlich den verschiedenen Teilen des Stammes der Sinnpflanze zu, sondern ist auch an deren Wurzeln zu beobachten. Der Versuch, der diese Tatsache dartut, rührt von *Desfontaines* her; ich habe ihn wiederholt. Begießt man die Wurzeln der Sinnpflanze mit Schwefelsäure, so sieht man bald die Blätter des Stammes sich nacheinander zusammenfalten. Die Blätter an den äußersten Enden der Zweige sind die letzten. Offenbar findet hier eine Übertragung der Nervimotion statt, die, sobald sie zu ihnen hingelangt, das Zusammenfalten der Blätter bedingt und die von der Wirkung der die Wurzeln umspülenden Säure herrührt. Als ich sämtliche Blätter gefaltet sah, entfernte ich mit dem Messer alle angegriffenen Wurzeln, sowie die säuredurchtränkte Erde. Die Pflanze erhob einige Stunden später ihre Blattstiele von neuem, entfaltete aber die Blättchen erst am folgenden Tage. Diese Operation brachte sie keineswegs zum Absterben.

Die Übertragung der Nervenkraft oder die Nervimotion vollzieht sich bei der Sinnpflanze recht langsam. In der Tat verstreicht ein ziemlich beträchtlicher Zeitraum zwischen dem Anbrennen eines Blättchens mit einem Brennglase und dem Augenblicke, wo die dadurch erzeugte Nervimotion die anderen Blättchen, die Fiederstrahlen, das Blattstielpolster und schließlich die anderen Blättchen des Stengels erreicht. Es erschien mir also keineswegs unmöglich, die Zeit zwischen diesen verschiedenen Wirkungen zu messen und den Weg, der von der Nervimotion durchlaufen wird, mit der dazu nötigen Zeit zu vergleichen. Es war wichtig, zu erfahren, ob Temperaturschwankungen einen Einfluß auf die Geschwindigkeit dieser inneren Lebensvorgänge hat. In dieser Richtung habe ich wieder Versuche angestellt, und zwar nach folgender Methode: Endblättchen eines Fiederstrahles eines Blattes wurden leicht angebrannt, teils mit dem Brennglase, teils mit einem Flämmchen. Augenblicklich begannen sich die Blättchen paarweise zusammenzufalten. Ich hielt eine Uhr an mein Ohr, dessen Unruhe seine

aus zwei Schlägen bestehenden Schwingungen in einer halben Sekunde ausführte. Ich zählte die Schwingungen vom Augenblicke der Verbrennung bis zum Zusammenneigen der Blättchen. Auf diese Art maß ich die Zeit bis zum Augenblicke der Senkung des Blattstiels; ich wandte dann dieselbe Meßmethode auf die Zeit der Senkung der übrigen Blätter des Stammes an. Als dieser erste Teil der Beobachtung erledigt war, maß ich die Länge des Fiederstrahls, des Blattstiels und der Internodien zwischen den Blättern, deren Stiele sich gesenkt haben. So konnte ich die Wege, die die Nervimotion zurückgelegt hatte, mit den dazu nötigen Zeiten in Beziehung setzen. Diese Versuche habe ich bei Temperaturen von 10°, 13°, 15°, 18°, 20° und 25° R. angestellt. Die allgemeinen Ergebnisse waren folgende: Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit ist in den Fiederstrahlen und Blattstielen stets bedeutend größer, als in den Internodien. Die durchschnittliche Geschwindigkeit dieser Bewegung ist in den Blattstielen 8—10 mm in der Sekunde, während sie in den Internodien nie mehr als 2—3 mm beträgt und häufig noch geringer ist. Die Lufttemperatar schien auf diese Fortpflanzungsgeschwindigkeit keinen Einfluß zu haben, denn ich habe sehr wenig verschiedene Resultate bei den verschiedenen obengenannten Wärmegraden erhalten. Die Variationen, die ich in diesen Versuchen erhielt, waren rein zufällige und standen in keiner bestimmten Beziehung zur Temperatur. Nur habe ich bemerkt, daß, wenn diese + 10° betrug, die Nervimotion sich nur über eine geringere Strecke hin fortpflanzte, als bei höherer Temperatur.

Wir haben eben gesehen, daß die Geschwindigkeit der Nervimotion im Blattstiele größer ist als im Stengel, wenn diese Bewegung in den Blättchen ausgelöst und im Blattstiele dem Stengel zugeleitet wird. Ich habe die gleiche Erscheinung beobachtet, wenn die Nervimotion im Stengel durch Verbrennung seiner Rinde ausgelöst und den Blattstielen zugeleitet wurde, sie dann durchdrang und zu den Fiederstrahlen und den Blättchen gelangte. Diese Versuche habe ich auf folgende Weise angestellt: Nach heftiger Verbrennung der Rinde des Stengels mit Hilfe eines Brennglases sah ich bald die nächststehenden Blätter ihren Stiel senken. Bald darauf falteten sich auch die Fiederstrahlen und die Blättchen zusammen. Ich bestimmte die Zeit zwischen der Senkung des Blattstiels und der Faltung der Fiederstrahlen; dann verglich ich die abgelaufene Zeit mit der Länge des Blattstiels. So fand ich, daß die

Nervimotion mit der gleichen Geschwindigkeit sich im Blattstiele aufwärts bewegte, die wir bei der Abwärtsbewegung im gleichen Blattstiele beobachtet haben, d. h. daß diese Bewegung die Strecke von 8—10 mm in der Sekunde durchlief, während sie im Stamme selbst nur 2—3 mm in der gleichen Zeit zurücklegt. Die vergleichende Untersuchung, die wir oben über den anatomischen Bau dieser Organe angestellt haben, gibt uns keinen Aufschluß über die Ursache dieses beträchtlichen Unterschiedes. Es erscheint mir also wahrscheinlich, daß dieser wesentlich auf den Unterschied im Durchmesser der Organe zurückzuführen ist. Die Nervimotion ist im Blattstiele, der einen kleineren Durchmesser aufweist, rascher als im Stengel, dessen Durchmesser bedeutender ist. Diese Bewegung würde also mit der Bewegung flüssiger Körper Ähnlichkeit haben, die bei Bewegung mit bestimmter Geschwindigkeit durch einen Kanal diese Geschwindigkeit im Verhältnis zur Verbreiterung des durchflossenen Kanals verlieren und sie wieder erlangen, sobald der Kanal sich wieder verengt. Diese Erklärung des in Rede stehenden Phänomens wird noch einleuchtender durch die Beobachtung, die wir schon erwähnt haben, daß nämlich die Übertragung der Nervimotion durch den Saft stattfindet.

Die durch Verbrennung eines Blättchens hervorgerufene Nervimotion pflanzt sich manchmal bis zu Zweigen fort, die dem Träger jenes Blattes benachbart sind, und man kann zuweilen sehen, wie sich Blätter in beträchtlicher Entfernung vom Versuchsblatte zusammenfalten. Mir schien die Intensität der Verbrennung auf die Ausbreitung der Nervimotion von Einfluß zu sein. Bei sehr scharfer Verbrennung pflanzte sie sich nur auf geringe Entfernung fort. Das Maß der angebrachten Verbrennung zu bestimmen, ist offenbar schwierig; doch konnte ich bei Anwendung des Brennglases eine Schätzung wagen. Ich schwächte die erzeugte Wärme, indem ich daß Glas so stellte, daß die Wirkung diesseits oder jenseits seines Brennpunktes stattfand. Es gelingt so, an dem Blatte eine Nervimotion hervorzurufen, die sich nur bis zur Basis des Blattstiels erstreckt. Die geradlinige Verbindung mit Hilfe der saftführenden Gefäße hat einen großen Einfluß auf eine rasche Ausbreitung der Nervimotion. Es leuchtet ein, daß dies sich so verhalten muß, weil es ja der Saft ist, der die Bewegung übermittelt. Auch habe ich beobachtet, daß beim Anbrennen eines Sinnpflanzenblattes häufig die Nervimotion zu einem zwei Internodien tiefer

gelegenen Blatte gelangte, ehe ihre Wirkung an dem des benachbarten Internodiums, das auf der anderen Stammseite sitzt, sich bemerklich machte; denn bekanntlich stehen die Blätter der Sinnpflanze alternierend.

Die Blätter der Sinnpflanze verlieren ihre Beweglichkeit vollständig, wenn die Lufttemperatur $+ 7^{\circ}$ R. beträgt. Dann kann man sie verbrennen, ohne daß die geringste wahrnehmbare Bewegung einträte. Das Sonnenlicht übt einen sehr beträchtlichen Einfluß auf die Bewegungen der Sinnpflanze aus; sie ist noch nicht beobachtet worden. Doch haben *Duhamel*, *Dufay* und *Decandolle* die Erscheinungen zu studieren versucht, die sich an der Pflanze bei Versetzung in völlige Finsternis wahrnehmen lassen. Diese Forscher haben zur Anstellung der Versuche stets Keller gewählt. Mir schien aber die Temperatur derartiger Räumlichkeiten wenig günstig für eine volle, freie Entfaltung der Lebenstätigkeit unserer Pflanze; ich beschloß daher, um der Pflanze das Licht zu entziehen, ein Verfahren einzuschlagen, das sie dem Einflusse einer höheren Temperatur aussetzte. Zu diesem Zwecke stellte ich ein eingetopftes Exemplar der Sinnpflanze unter einen Rezipienten aus starker Pappe. Ich hatte bei Herstellung dieses Rezipienten alle Vorsichtsmaßregeln getroffen, das Eindringen eines jeden Lichtstrahles in seinen Innenraum zu verhindern. An seiner Öffnung füllte ich den Topf mit Sägespänen, um die geringe Lichtmenge, die auf diesem Wege hätte eindringen können, fernzuhalten. Dieser Apparat wurde in einem Zimmer aufgestellt, das bei seiner Lage unter dem Ziegeldache und nach Süden bei Tage stark erhitzt wurde und das diese Temperatur mit geringem Abfall auch während der Nacht beibehielt. Es war zur Zeit der Sommerhitze; das Thermometer hielt sich in diesem Zimmer während meiner Beobachtungsdauer auf 20—25° R. Die Sinnpflanze, die so in tiefe Finsternis unter dem Einflusse einer hohen Temperatur versetzt war, faltete zuerst ihre Blätter. Gegen Mittag des zweiten Tages entfaltete sie sich bis zur Hälfte und schloß sich des Abends wieder völlig. Am Morgen des nächsten Tages fand ich alle Blätter völlig entfaltet und ihre Beweglichkeit schon bedeutend herabgesetzt; nur der Blattstiel hatte noch die Fähigkeit, sich zu senken. Ich wollte sehen, ob bei dieser bedeutenden Herabsetzung der Beweglichkeit die Nervimotion eine Änderung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit erfahren hatte. Ich verbrannte leicht ein Blättchen; die Nervimotion wurde wie gewöhnlich nach der Basis des

Blattstiels und nach den Stielen zweier anderer Blätter hingeleitet. Bei dieser Fortpflanznng durchlief die Nervimotion 10 mm pro Seknnde in dem Fiederstrahle und Stiele des Blattes, 2 mm pro Sekunde im Stamme. Der gleiche Versuch an einem anderen Exemplare der Sinnpflanze, das im gleichen Zimmer stand nnd sich voller Bewegungsfähigkeit erfrente, gab mir ganz ähnliche Ergebnisse. So war mir der Beweis geliefert, daß die Herabsetzung der Beweglichkeit keine Herabsetzung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Nervimotilität im Gefolge hat. Nur fand ich, daß diese Bewegung sich bei dem Exemplar mit geringerer Beweglichkeit auch in geringerem Maße ausbreitete. Znr Fortsetzung meiner Beobachtungen brachte ich sie wieder nnter den Rezipienten. Am vierten Tage senkten sich die Blattstiele noch immer, wenn man sie heftig anstieß, doch war die Bewegung nnr schwach. Die Blättchen waren unbeweglich geworden. Am fünften Tage war jedwede nachweisbare Beweglichkeit verschwnnden. Sogar das Verbrennen hatte keine Wirkung auf die Blätter, deren Blättchen halb geöffnet, und deren Stiele gehoben waren. Ich setzte nun dieses Exemplar dem Sonnenlichte aus; es dauerte nicht lange, und die Blättchen breiteten sich vollkommen aus, und nach Verlauf von zwei Stnnden begannen sie sich auf Erschütterungen hin leicht zu bewegen. Doch blieb der Blattstiel noch immer unbeweglich. Nach $2^1/_2$ stündiger Bestrahlung waren an den Blattstielen Anzeichen von Beweglichkeit zu bemerken; sie wurde immer stärker, und im Verlaufe des folgenden Tages hatte die Pflanze ihre volle Beweglichkeit wiedererlangt. Aus diesem Versuche geht hervor, daß die bloße Lichtentziehung genügt, die Sinnpflanze ihres Bewegungsvermögens zu beranben, nnd daß sie unter dem Einflusse des Lichtes es wiedererlangt. Ich wollte nun sehen, welchen Einfluß die Temperatnr der Umgebung auf diese Erscheinnng hätte. Ich habe diesen Versuch in derselben Weise an einem anderen Exemplare der Pflanze wiederholt, denn dieses, an dem der beschriebene Versnch angestellt worden war, hatte ein wenig gelitten; mehrere Blätter waren abgefallen. Ich stellte also eine meiner Pflanzen unter den Rezipienten. Die Zimmertemperatur betrng + 22° R. und stieg während der Versuchsdauer anf 24°. Nach $4^1/_2$ Tagen Dunkelheit hatte die Mimose ihre Beweglichkeit völlig eingebüßt. Ich machte nun einen Versnch über die Rückkehr der Blätter, über den in einem der folgenden Abschnitte berichtet werden soll. In diesem zweiten Versnche verschwand die Beweglichkeit

etwas rascher als im ersten; das schien mir mit der Temperatur der Umgebung zusammenzuhängen, die sich konstant auf 22—24° erhielt, während sie beim ersten Versuche 20—22° betragen hatte. Nur einen Tag war sie auf 25° gestiegen. Um mich vom Einflusse der Außentemperatur noch weiter zu überzeugen, wiederholte ich diesen Versuch bei 14—20°. Da waren zehn Tage Dunkelheit nötig, um den völligen Verlust des Bewegungsvermögens der Sinnpflanze zu bewirken. Es schien mir klar genug aus diesem dritten Versuche hervorzugehen, daß niedrigere Temperatur den Verlust des Bewegungsvermögens im Dunkeln bei der Sinnpflanze verzögerte. Die vorhergehenden Versuche hatten mir gezeigt, daß dieser Verlust bei höherer Temperatur bedeutend rascher vor sich ging. Ich hatte nun früher gesehen, daß durch den Einfluß der Sonnenstrahlen die Sinnpflanze ihr verlorenes Bewegungsvermögen recht rasch wiedererlangte. Ich wollte nun unter gleichen Umständen sehen, ob diffuses Tageslicht die gleiche Wirkung ausübt. Ich stellte dazu die Mimose nach Entfernung des Rezipienten hinter einen Schirm, der sie vor den direkten Sonnenstrahlen schützte. Am ersten Tage ließ die Pflanze keinerlei Beweglichkeit erkennen; beim Anbruche der Nacht falteten sich jedoch einige Blätter, die eben ihre volle Entwicklung erlangt hatten, zusammen und zeigten so die Erscheinung des Schlafens, die unter dem Rezipienten aufgehört hatte. Am nächsten Morgen entfalteten sich die Blätter, führten aber auch bei den stärksten Stößen keine Bewegungen aus. Die alten Blätter hatten fast alle ihre Blättchen verloren; die, die übrig geblieben waren, zeigten am zweiten Tage die Erscheinung des Schlafens. Am dritten Tage begannen die Blättchen sich unter dem Einflusse von Erschütterungen zu bewegen; die Stiele blieben noch unbeweglich. Am vierten Tage begannen sich die Blattstiele recht schwach zu bewegen, und am fünften hatte die Pflanze ihre volle Beweglichkeit wiedererlangt. So war eine fünftägige Belichtung notwendig, um im diffusen Tageslichte das Bewegungsvermögen der Sinnpflanze wieder herzustellen. Wir haben gesehen, daß im direkten Sonnenlichte einige Stunden genügten. Ich habe diesen Versuch zum ersten Male bei einer Temperatur von 13—17° wiederholt. Da waren elf Tage zur völligen Unterdrückung der Beweglichkeit notwendig. Diesmal konnte ich die Rückkehr des Bewegungsvermögens nicht beobachten, weil die Pflanze im Lichte alle ihre Blätter verlor. Ich wiederholte nun den in

Rede stehenden Versuch bei einer Zimmertemperatur von 10°—15°. Diese Pflanze behielt in völliger Dunkelheit ihre Beweglichkeit unverändert zehn Tage lang bei. Am zwölften Tage hörten die Blättchen auf, sich auf Erschütterung zu bewegen. Die Stiele allein hatten ihre Beweglichkeit beibehalten. Am fünfzehnten Tage war alle nachweisbare Beweglichkeit verschwunden; die Pflanze hatte durch den langen Aufenthalt im Dunkeln gelitten. Mehrere Blätter waren vergilbt und fielen bei der leisesten Erschütterung ab. Doch hatte eine genügende Zahl von Blättern ihre grüne Farbe beibehalten und schien mir fähig, das Bewegungsvermögen wiederzuerlangen. Ich wollte sehen, ob dieser Erfolg durch Einwirkung eines Lichtes auf die Pflanze erreichbar wäre, wie es z. B. in ein Zimmer durch die Fenster infolge des Reflexes von den Wolken und den draußen befindlichen Gegenständen hereinfällt. Ich entfernte also meine Pflanze aus dem Rezipienten, stellte sie an einen gut beleuchteten Platz im Zimmer, an dem sie aber kein direktes Sonnenlicht empfing. Vom Abende des ersten Tages an begannen einige jüngere Blätter die Schlafbewegungen auszuführen, die unter dem Rezipienten völlig aufgehört hatten. Am nächsten Morgen entfalteten sich die Blätter am Lichte, blieben aber auch unter dem Einflusse der stärksten Stöße unbeweglich. Die älteren Blätter begannen mit den Schlafbewegungen erst am vierten Tage. Jetzt bewegten sich die Blättchen ganz schwach, wenn man sie mit dem Finger stark erschütterte; die Blattstiele waren noch unbeweglich. Am fünften Tage zeigte die Pflanze noch immer dieselbe Erscheinung einer stark geschwächten Beweglichkeit. Am sechsten Tage setzte ich die Pflanze der Wirkung intensiven Sonnenlichtes aus. Nach Verlauf von Stunden hatten die jungen Blätter ihre Beweglichkeit völlig, und die alten wenigstens zum Teile wiedererlangt. Diese letzteren waren bisher nicht zu Bewegungen unter dem Einflusse von Erschütterungen zu veranlassen. Am siebenten Tage wurde die Pflanze dem Sonnenlichte ausgesetzt und erhielt dadurch ihre Beweglichkeit völlig wieder. Aus diesen Versuchen folgt, daß die Lichtentziehung bei der Sinnpflanze den Zustand der Beweglichkeit aufhebt und die Belichtung ihn wiederherstellt. Dieser Verlust der Beweglichkeit im Dunkeln erfolgt sehr rasch, wenn die Temperatur hoch ist, viel langsamer, wenn sie auf ein bestimmtes niederes Niveau herabgedrückt wird. In der Tat haben wir gesehen, daß bei 20—25° zur völligen Aufhebung der

Beweglichkeit eine 4—5 tägige Lichtentziehung genügte, während bei 15—20° dazu zehn Tage Dunkelheit nötig waren, und daß dieselbe Wirkung bei 10—15° erst nach 15 Tagen erfolgte. Die Geschwindigkeit der Rückkehr des beweglichen Zustandes ist bei einer Sinnpflanze, die im Dunkeln die Beweglichkeit verloren hat, umgekehrt proportional der Lichtintensität, der man sie aussetzt. Wir haben ja gesehen, daß zur Wiederherstellung jener Fähigkeit wenige Stunden Belichtung durch direkte Sonnenstrahlen genügten, während zur Erzielung derselben Wirkung die mehrtägige Wirkung diffusen Tageslichtes notwendig ist. Aus diesen Versuchen folgt, daß das Licht und insbesondere das Sonnenlicht, die äußere Kraft ist, die den Pflanzen die Möglichkeit zur Wiederherstellung des beweglichen Zustandes gibt. Ich weiß nicht, worin dieser erneuernde Einfluß besteht, aber die Tatsache dieser Erneuerung ist ebenso gewiß, wie die Aufhebung in der Dunkelheit. In den Versuchen, über die wir eben berichtet haben, konnte ich feststellen, daß Blättchen ihr Bewegungsvermögen früher verlieren und früher wiedergewinnen als Blattstiele. Desgleichen habe ich beobachtet, daß junge Blätter ihre Beweglichkeit früher als alte wiedergewinnen, und daß bei den einen wie bei den anderen die ersten Anzeichen der wiederhergestellten Beweglichkeit einzig in dem Wiederbeginn der Schlafbewegungen besteht. Diese Lebensbewegungen waren zeitweilig die einzigen, die eine Sinnpflanze aufwies, deren Beweglichkeit noch nicht völlig wiederhergestellt war. Darans folgt, daß, wenn man bei einer Sinnpflanze den Zustand der Beweglichkeit teilweise unterdrückt, man sie zur Lebensweise der übrigen Pflanzen zwingt, d. h. daß sie dann ihre Blätter nicht mehr unter dem Einflusse mechanischer nervimotorischer Kräfte bewegt, wohl aber noch die Schlafbewegungen ausführt. Es gibt schließlich aber eine Erschöpfung der Beweglichkeit, die, ohne bei der Sinnpflanze den Tod des Blattes herbeizuführen, bewirkt, daß sie einige Zeit in völliger Erstarrung verharrt, und daß sie wahrnehmbarer Schlafbewegungen entbehrt, wie so viele andere Pflanzen auch. Daraus geht hervor, daß alle Unterschiede, die die verschiedenen Pflanzen in dieser Hinsicht aufweisen, nur daher rühren, daß sie die Bedingungen der Beweglichkeit in verschiedenem Maße besitzen, Bedingungen, die uns ihrem Wesen nach unbekannt sind. Die Erneuerung dieser Bedingungen findet bei den Pflanzen durch das Licht statt; folglich ist der Einfluß des Lichtes auf Pflanzen dem der

Sauerstoffatmung auf Tiere zu vergleichen. Bekanntlich ist bei diesen die Bewegungsenergie im allgemeinen proportional der Atmungsintensität, d. h. der absorbierten Sauerstoffmenge. Jede Bewegung hört auf, sobald die Versorgung des Blutes mit Sanerstoff unterbrochen ist. Die Art des Einflnsses, den die Oxydation der Körperflüssigkeiten auf die Energie der tierischen Bewegung ausübt, ist unbekannt; nur die Tatsache dieses Einflusses ist mit Sicherheit festgestellt. Das gleiche gilt für den Einfluß des Sonnenlichtes auf die Beweglichkeit der Pflanzen. Die Art und Weise dieses Einflusses ist unbekannt, der Einfluß selbst aber ist mit Sicherheit festgestellt. Die Belichtung bedeutet also für Pflanzen dasselbe, wie für Tiere die Oxydation. Es sind dies zwei Arten der Belebung, wenn ich mich so ausdrücken darf. Aus dieser Ähnlichkeit folgt, daß das Etiolement bei Pflanzen der Asphyxie beim Tiere entspricht. In dem einen wie im anderen Falle findet eine Aufhebung der Beweglichkeitsbedingungen statt infolge Mangels des Einflusses, der diese Bedingungen aufrecht erhält. Diese unerwartete Ähnlichkeit wird noch durch folgende Betrachtungen bestärkt. Es ist bekannt, wie rasch die Asphyxie bei warmblütigen Tieren statthat, wie langsam dagegen bei Kaltblütern. Es ist auch durch die Untersuchungen von *Milne-Edwards* bekannt, daß bei dieser letzteren die Asphyxie willkürlich beschleunigt und verlangsamt werden kann, und zwar durch Steigerung und Erniedrigung der umgebenden Temperatur innerhalb gewisser Grenzen. Nun beobachten wir bei der Sinnpflanze die gleiche Erscheinung. Wir sehen die Asphyxie rasch in der Wärme, langsam bei niedriger Temperatur eintreten. Alles zusammen unterstützt den Beweis, daß ein und dieselbe Wirkung, die Erneuerung des Bewegungsvermögens, auf zwei verschiedene Arten bei Pflanzen und Tieren erzeugt wird. Die ersteren rufen diese Wirkung durch Oxydation, die letzteren dnrch Belichtung hervor. Man beachte, daß dies die beiden allgemeinen Ursachen der Wärmeerzeugnng sind. Die Schlußfolgerung, die wir aus diesen Versuchen ziehen, ist die, daß die Beweglichkeit der Sinnpflanze von drei Grundbedingungen abhängt, 1) von einer Lufttemperatur von mehr als + 7° R., 2) von der Einwirkung des Lichtes, 3) von dem Vorhandensein genügender Saftmengen. Das Fehlen einer einzigen dieser Bedingnngen genügt zur völligen Unterdrückung der Beweglichkeit dieser Pflanze.

III. Über die Richtung der verschiedenen Pflanzenteile*)[4].

Die allgemeinsten Erscheinungen der Natur, Erscheinungen, die sie uns unaufhörlich vor Augen führt, bleiben meist von der Mehrzahl der Menschen unbeachtet. Wer nicht über Naturerscheinungen nachzudenken gelernt hat, kann nur schwer fassen, daß z. B. ein tiefes Geheimnis in dem aufrechten Wachstume der Stämme wie in dem Abwärtsstreben der Wurzeln steckt. Und doch gehört diese Erscheinung zu den merkwürdigsten des Pflanzenlebens. Das Abwärtsstreben der Wurzeln wird den meisten sehr leicht erklärlich scheinen. Wie alle anderen Körper haben sie, wird man sagen, die Neigung zum Erdzentrum, vermöge der bekannten Gesetze der Schwerkraft. Aber wie soll man dies Aufsteigen der Sprosse erklären, das in offenem Widerspruche zu diesen Gesetzen steht? Hieran sind alle gescheitert, die die Erklärung jenes Phänomens versucht haben. *Dodart***), wie es scheint der erste, der Beobachtungen hierüber gesammelt hat, behauptet, die Umkehrung der Plumula und des Würzelchens bei invers gepflanzten Samen danach folgende Hypothese erklären zu können; er nimmt an, daß die Wurzel aus Teilen besteht, die sich unter dem Einflusse der Feuchtigkeit, — der Stengel aus Teilen, die sich unter dem Einflusse der Trockenheit zusammenziehen. Davon muß, seiner Ansicht nach, die Folge sein, daß die aufwärts gerichtete Wurzel sich zusammenzieht und abwärts neigt, der feuchten Erde zu; die Plumula dagegen kontrahiert sich und wendet sich dem Himmel oder vielmehr der Atmosphäre zu, weil diese trockener oder weniger feucht ist als die Erde. Die Versuche von *Duhamel* sind bekannt, in denen er Samen zwingen wollte, mit der Wurzel nach oben und mit der Plumula nach unten zu wachsen, indem er sie in Röhren brachte, die eine Umkehrung der Organe verhinderten. Wurzel und Stengel, die ihrem natürlichen Bestreben nicht folgen konnten, wanden sich spiralig auf. Diese Versuche beweisen, daß man

---

*) Diese Abhandlung wurde der Kgl. Akad. d. Wiss. für den Preis für Physiologie vorgelegt, und die Akademie mußte bedauern, daß der Preis von jenem Jahre an auf die tierische Physiologie beschränkt war. Annales des travaux de l'Académie roy. des sciences pendant l'année 1821, par M. le baron *Cuvier*.

** Über die senkrechte Stellung der Stengel. Mém. de l'acad. des sc. 1700.

die entgegengesetzt gerichteten Bestrebungen nicht umkehren kann, aber sie lassen uns über die Ursachen dieser Bestrebungen völlig im Unklaren. Ebenso wenig kennen wir die Ursache der Bewegung der Blätter. *Bonnet**) glaubte, zur Erklärung dieser Erscheinung die von *Dodart* ersonnene Hypothese über die Ursachen der Umkehrung von Wurzel und Sproß bei invers gepflanzten Samen herbeiziehen zu können. Nach diesem Forscher besteht die Unterseite der Blätter wie die der Wurzeln aus Fasern, die sich unter dem Einflusse der Feuchtigkeit zusammenziehen, während ihre Oberseite wie die Plumula aus Fasern besteht, die sich in der Trockenheit zusammenziehen. Um diese Annahme zu beweisen, kam *Bonnet* auf den Gedanken, künstliche Blätter herzustellen, deren Oberseite aus Pergament bestand, das sich in der Trockenheit zusammenzieht, während die Unterseite aus Zeug hergestellt war, deren Fäden sich beim Befeuchten verkürzten. Er unterwarf diese Blätter der Wärme und der Feuchtigkeit und glaubte zu sehen, daß sie sich ungefähr wie wirkliche Blätter verhielten. Was am klarsten aus diesen Versuchen zu entnehmen ist, das ist die Einsicht, wie gefährlich es ist, die Natur nach einer vorgefaßten Meinung zu betrachten, und dann nach Beweisen dafür zu suchen.

Von der Unzulänglichkeit der Hypothesen zur Erklärung der besonderen Richtung jedes einzelnen Pflanzenteiles überzeugt, beschränken sich die Physiologen heutzutage darauf, diese Richtungen für Lebenserscheinungen zu erklären. Aber diese Angabe, deren Richtigkeit überdies noch bewiesen werden müßte, sagt uns nichts über die Ursache der Erscheinung aus. Es verhält sich mit der Erscheinung der entgegengesetzten Richtung von Sproß und Wurzel, wie mit der Mehrzahl der Phänomene, die uns die Natur beobachten läßt. Selten sind sie die Folge einer einzigen Ursache; meist wirken mehrere Ursachen bei ihrer Entstehung zusammen. Die Aufgabe des Beobachters besteht in der Analyse dieser verschiedenen Ursachen und in der Angabe des Anteiles einer jeden einzelnen an dem Zustandekommen der Erscheinung.

Wenn man sieht, wie die Stengel sich beständig gegen den Himmel richten und die Wurzeln stets erdwärts, so kommt man auf den Gedanken, daß zwischen der Ursache der Schwerkraft und dem Pflanzenleben gewisse Beziehungen bestehen. Die Stengel müssen zu ihrer Entwicklung in die Atmosphäre hinein

*) Über den Nutzen der Blätter.

geführt werden, die Wurzeln dagegen in die Erde. Sollte zwischen Stengel und Atmosphäre, zwischen Wurzel und feuchter Erde eine Anziehungskraft bestehen, die das Aufwärtswachsen der Stengel, das Abwärtswachsen der Wurzeln zur Folge hätte? Die Beobachtung muß uns über die verschiedenen Dinge Aufklärung verschaffen.

Ich füllte einen Kasten mit mehrfach durchlöchertem Boden mit Erde. In die Bohrungen pflanzte ich einige Samen der Bohne (Phaseolus vulgaris) und hing den Kasten 7 m hoch in freier Luft auf. Auf diese Weise waren die Samen, die in die Löcher der Unterseite des Kastens gepflanzt waren, von unten her dem Einflusse der Atmosphäre und des Lichtes ausgesetzt. Die feuchte Erde befand sich über ihnen. Wenn die Richtungsursache der Plumula und der Wurzel in einer Anziehung dieser Organe durch die Atmosphäre und zur feuchten Erde bestände, müßte die Wurzel in die über ihr gelegene Erde hineinwachsen, der Stengel dagegen in die unter ihm gelegene Luft. Das trat aber nicht ein. Die Wurzeln der Samen wuchsen in die Luft hinunter, wo sie bald vertrockneten, die Sprosse dagegen wandten sich aufwärts in das Innere der Erde hinein. Ich pflanzte nun einige gekeimte Samen mit der Wurzelspitze nach oben in die genannten Löcher. Diese Wurzeln bogen sich, statt nach oben in die feuchte Erde hineinzuwachsen, abwärts. Ich wollte nun sehen, ob eine größere Erdmasse über den Samen mehr Einfluß auf die Richtung ihrer Wurzeln haben würde. Ich befestigte daher einige Bohnen an der Decke einer Ausschachtung, über der ungefähr sechs Meter Erde geschichtet waren, und hielt sie durch entsprechende Vorrichtungen in der feuchten Erde fest. Die Resultate dieses Versuchs waren von denen des ersten nicht verschieden.

Diese Versuche zeigen, daß die Wurzel nicht von der feuchten Erde angezogen wird und der Stengel nicht von der Atmosphäre. Von diesen beiden Organen richtet sich das eine stets nach dem Erdzentrum zu, das andere immer in entgegengesetzter Richtung. Obwohl aus den vorstehenden Versuchen hervorzugehen scheint, daß das Würzelchen des Keimlings keine besondere Tendenz nach feuchten Körpern besitzt, könnte man doch annehmen, daß in den in Rede stehenden Versuchen die Tendenz nach dem Erdmittelpunkte stärker sei, als die angenommene Tendenz nach dem feuchten Körper, so daß diese letztere nicht zur Geltung kam. Dieser Verdacht wurde durch folgenden Versuch zerstreut. In einem Glaszylinder hängte

ich eine kleine Schale auf, die mit Wasser gefüllt war und ein Stück Schwamm trug, das eine senkrecht stehende ebene Fläche besaß. Dann befestigte ich mit Hilfe eines am Deckel des Zylinders angebrachten Drahtes im Gefäße einen Keimling von Vicia faba, indem ich die Wnrzel mit tunlichster Sorgfalt in senkrechter Stellnng so sehr, wie nnr ohne Berührung möglich war, der senkrechten Fläche des Schwammes näherte. Da nun auf dem Grunde des Gefäßes sich kein Wasser befand, und die senkrechte Fläche des Schwammes ein wenig über den Rand der Schale, die ihn trug, hinausragte, folgte daraus, daß das Würzelchen, wenn es eine Tendenz znr Feuchtigkeit besaß, sich seitwärts dem benachbarten Schwamme zu krümmen mußte, denn auf keiner anderen Seite war Wasser oder ein feuchter Körper vorhanden. Da übrigens die Luft im Zylinder dampfgesättigt war, und die Wurzel sich in großer Nähe des Schwammes befand, verhinderte dies nicht allein das Welken der Wnrzel, sondern erlaubte ihr sogar eine genügende Wasseraufnahme für die Entwicklung und selbst für die Bildung der Seitenwnrzeln. Dieser Versuch ergab folgende Resultate. Die Wurzel zeigte keinerlei Neigung, gegen den wassererfüllten Schwamm hinzuwachsen; die Seitenwurzeln, die sie nach der Seite des Schwammes entwickelte, wuchsen in dessen Kammern hinein; die aber auf den anderen Seiten der Wurzel entständen, zeigten keinerlei Neigung zum Wachstum nach dem Schwamme zu, obgleich mehrere sehr nahe an diesem nassen Körper entstanden. Aus diesen Versuchen folgt, daß Wurzeln keinerlei Neigung nach feuchten Körpern zu besitzen, und daß dies also nicht zu den Ursachen gehört, die das Eindringen der Wurzeln in die Erde veranlassen. Wahrscheinlich haben die Sprosse ebenso wenig Neigung znr atmosphärischen Luft, wie die Wurzeln znm Wasser, doch läßt sich dies nicht experimentell beweisen.

Nicht alle Pflanzen haben von Natur die Eigenschaft, ihre Wnrzeln in die Erde wachsen zu lassen. Die Wurzeln der Parasiten dringen in den Körper anderer Pflanzen ein. Wenden sich nun die Würzelchen ihrer Embryonen auch erdwärts? Die Beobachtnng der Keimung der Mistel löst diese Frage im negativen Sinn. Es ist lange bekannt, daß die Keimung der Mistel in jeder Richtnng vor sich geht. Der erste Entwicklungsvorgang der Embryos dieser Samen besteht in der Streckung seines Stengelchens, das die znr Entwicklung nötigen Stoffe aus den Cotyledonen schöpft, und mit diesen ist es durch eines

seiner Enden verbnnden, während das andere in eine kleine Anschwellnng ausläuft, die weniger intensiv grün ist, und das Würzelchen darstellt. Ist nun der Same auf einem Stammzweige mit Hilfe des natürlichen Schleimes befestigt, so sieht man, wie der Embryo sich krümmt, bis seine Wurzel senkrecht znr Oberfläche des Zweiges steht; denn die Wurzel selbst, die ans einem halbkugeligen Körper besteht, erfährt selbst keinerlei Krümmung. Berührt die Wurzel die Oberfläche eines Astes, dann breitet sie sich darauf in einer Art von Scheibe aus, die durch Abplattnng des halbkugelförmigen Körpers entsteht. Von dem Teile des Scheibchens, das an dem Baumast festgeklebt ist, gehen Wnrzeln ans, die die Nahrnng aus dem Aste der Wirtspflanze saugen. An welchem Orte des Astes der Mistelsame sich befinden mag, stets richtet der Embryo das Würzelchen nach dem Zentrum dieses Astes hin, so daß diese Wurzel, je nach der Lage des Samens bald aufwärts, bald abwärts, bald horizontal gerichtet ist. Besteht nun unter diesen Umständen eine Neignng der Wnrzel gegen die Teile der Pflanze hin, in die sie einwachsen muß? Um diesen Zweifel zu lösen, befestigte ich Mistelsamen auf totem Holze, auf Steinen, auf metallischen Körpern, auf Glas; immer konnte ich sehen, wie das Würzelchen sich senkrecht znr Fläche stellte, auf der der Same anfgeklebt war. Ich befestigte nnn eine Anzahl Samen anf einer dicken eisernen Kugel. Alle Würzelchen richteten sich nun gegen das Zentrum der Kugel. Diese Tatsachen beweisen, daß der Embryo der Mistel sich nicht einem für seine Ernährung geeigneten Medium zuwendet, sondern der Anziehung des Körpers unterliegt, anf dem es befestigt ist, ganz ohne Rücksicht auf dessen Natur.

So folgen die Wurzeln der Erdpflanzen der Anziehung der Erde, während das Würzelchen der parasitischen Mistel der besonderen Anziehung des Körpers folgt. Die Sprosse der Landpflanzen nehmen eine der Erdschwere entgegengesetzte Richtung an nnd erheben sich so über den Boden, auf dem sie schließlich senkrecht stehen. Der Mistelsproß nimmt eine anf dem Wirtsaste senkrechte Stellung ein, so daß es abwärts wächst, wenn es auf der Unterseite, aufwärts, wenn es auf der Oberseite eines Astes festgewachsen ist. Er stellt sich stets in einem der Anziehnng des Astes entgegengesetzten Sinne ein. So verhält sieh der Embryo der Mistel zu seinem Wirtsast, wie die Erdpflanzenembryonen zur Erde. Diese beiden Erscheinungen, so verschieden sie anf den ersten Blick

aussehen, sind, wie diese Analyse lehrt, doch analog. Die Schimmelpilze bieten uns noch ein Beispiel einer ausgezeichneten senkrechten Stellung ihrer Sprosse in bezug auf ihre Unterlage, und das Fehlen der senkrechten Stellung in bezug auf die Erde. *Spallanzani* hat einen Teil dieser Erscheinung erwähnt, gelegentlich seiner Untersuchungen über den Ursprung der Schimmelpilze, er hat sie jedoch nicht in ihrer Gesamtheit erfaßt; er hat nicht gesehen, daß die Schimmelpilze stets eine senkrechte Stellung zur Oberfläche ihrer Unterlage einnehmen. Ich habe diese Tatsache bei Wasserpilzen ebenso gut beobachtet wie bei Luftschimmeln. Die Haare der Pflanzen verhalten sich in dieser Hinsicht wie die Schimmelpilze, d. h. sie stehen immer senkrecht auf ihrer Unterlage. Es scheint, daß die außerordentliche Zartheit dieser Gebilde sie dem besonderen anziehenden Einflusse der Körper, denen sie ansitzen, unterwirft, und sie der Wirkung der Erdschwere entzieht. So sehen wir, daß Körper, die in feinen Staub verwandelt sind, den glattesten Flächen anhaften und auf diese Weise erkennen lassen, daß sie der besonderen Anziehung dieser Körper in höherem Maße unterworfen sind, als der Erdschwere. Die Neigung der Wurzeln und der Sprosse im Sinne der Schwerkraft und in genau entgegesetzter Richtung zu wachsen, ist im besonderen nur an dem aufsteigenden und absteigenden »Caudex« zu beobachten, d. h. der in ihrer Gesamtheit betrachteten Pflanzenachse. Die seitlichen Bildungen dieser Achse nehmen immer eine mehr oder weniger verschiedene Stellung ein. Bekanntlich ist die Stellung der Verzweigungen der Hauptsprosse, sowie der an der Hauptwurzel entstehenden Seitenwurzeln nicht vertikal. Verschiedene Ursachen bedingen ihre oft horizontale Lage. Wir werden diese Ursachen darzulegen versuchen. Eine von ihnen ist ohne Zweifel die Neigung aller Pflanzenorgane, sich senkrecht zu ihrer Unterlage zu stellen. Der Seitenzweig und die Seitenwurzel verhalten sich wie die Mistel im Verhältnis zum Ast, dem sie aufsitzt. Der Hauptsproß und die Hauptwurzel bieten besonders ihre Flächen als Unterlage der Seitenzweige und Wurzeln dar. Aber neben diesem Bestreben besteht jenes allgemeine, das die Wurzeln in die Tiefe und die Sprosse in die Höhe richtet; so kommt eine mittlere Stellung zustande, so daß die Zweige und Seitenwurzeln mit der Vertikalen auf der Pflanzenachse einen mehr oder weniger großen Winkel bilden. Läßt man die Samen in Wasser oder feuchtem Moose keimen, so kann man sehen,

daß die Seitenwurzeln nur eine geringe Neigung nach dem Erdzentrum hin zu wachsen besitzen. Man sieht derartige Seitenwurzeln von 1—2 cm Länge, die genau horizontal gerichtet sind. Ich habe sogar einige gesehen, die vollständig aufwärts wuchsen; erst wenn sie eine bestimmte Länge erreicht haben, beginnen sie abwärts zu wachsen. Darin unterscheiden sie sich sehr von der Hauptwurzel, die, sobald sie sich nur zeigt, sich nach dem Erdzentrum mit einer schwer zu überwindenden Kraft und Stetigkeit hinwendet. An Zweigen kann man ähnliche Beobachtungen machen. Ich habe Eichenzweige gesehen, die auf der Unterseite von horizontalen Ästen entstanden waren und sich, bis sie die Länge von 10 cm erreicht hatten, senkrecht abwärts richteten. Dann erst begannen sie ihre wachsende Spitze nach oben zu wenden. Bei vielen Bäumen wachsen die Seitenäste mehr oder weniger genau horizontal. Diese horizontale Stellung scheint bei der Entstehung der Zweige auf dem Bestreben zu beruhen, sich senkrecht zur Unterlage zu stellen; sie ist aber bei dem Aste, der eine gewisse Länge erreicht hat, auf andere Ursachen zurückzuführen. Sein Gewicht zieht ihn erdwärts, und die Äste, die sich über ihm horizontal ausbreiten, verhindern ihn, sich aufwärts zu wenden. Diese zwei Ursachen bewirken die Erhaltung der horizontalen Lage, die noch außerdem durch den Einfluß des Lichtes erhalten wird, weil die wachsenden Spitzen der Zweige es nur von der Seite her erhalten.

Der Einfluß, den die Sprosse als Unterlage auf die senkrechte Stellung der an ihnen entstehenden Äste ausüben, scheint sich nur auf eine sehr geringe Entfernung zu erstrecken. Manchmal scheint sie sogar der Masse des Sprosses proportional zu sein. Ich sage manchmal, denn es fehlt viel daran, daß diese Regel allgemein aufgestellt werden könnte. Doch besteht eine Tatsache, aus der hervorzugehen scheint, daß sie nicht ganz grundlos ist. Oben haben wir gesehen, daß die Samen der Mistel die Neigung haben, die Wurzel senkrecht zur Oberfläche des Astes oder, allgemeiner, der Unterlage einwachsen zu lassen.

Nun habe ich beobachtet, daß die Wurzel sich nicht nach dem Körper hin richtet, wenn sie zu weit entfernt ist. Eine Entfernung von 5—6 mm genügt, um jedes Annäherungsbestreben der Mistelwurzel nach benachbarten Körpern zu unterdrücken. Es genügt dazu auch die Befestigung der Mistelsamen an Fäden von weniger als 1 mm Durchmesser. In

diesen beiden Fällen wendet sich die Wurzel nicht nach dem Körper hin, der den Samen trägt oder ihm benachbart ist; sie nimmt eine besondere Richtung an, wie ich weiter unten darlegen werde. Wir haben eben an dem Beispiele der Haare und der Schimmelpilze gesehen, daß sie infolge ihrer außerordentlichen Zartheit der besonderen Zartheit der besonderen Anziehung der Körper unterworfen sind, wie es ja auch bei den anorganischen Körpern der Fall ist. Diese Tatsachen lehren, daß der Einfluß der Unterlage auf die senkrechte Stellung der Pflanzenorgane mit ihrer Flächenausdehnung in Beziehung steht. Sie zeigen ferner, daß dieser Einfluß in Beziehung steht zur Entfernung der Unterlage und der Organe, die darauf senkrecht stehen.

Alle diese Tatsachen lassen erkennen, daß die unbekannte Ursache der allgemeinen Gravitation auf die Pflanzenteile als richtende Kraft wirkt; sie zeigen aber auch gleichzeitig, daß sie auf die Pflanzen bei weitem nicht ebenso wirkt, wie auf leblose Körper. Bei diesen bewirkt sie stets ein nach dem Gravitationszentrum gerichtetes Bestreben; bei lebenden Pflanzen wirkt sie in dieser Weise nur auf die Wurzeln. Sie löst bei Sprossen eine entgegengesetzte Richtung aus. Diese scheinbar paradoxe Tatsache läßt die Vermutung aufkommen, daß die Gravitation nicht die unmittelbare Ursache der Richtung von Sproß und Wurzel ist, sondern nur eine entfernte Ursache, eine Bedingung. Zur Beleuchtung dieser Frage habe ich folgenden Versuch angestellt: ich nahm einen Mistelsamen, den ich vorher an einem aufgehängten Faden hatte keimen lassen, und bei dem sich der Sproß des Keimlings entwickelt hatte, ohne daß die halbkugelige Wurzel an seinem Endkeime Neigung zeigte, sich irgendwo zu befestigen. Ich klebte diesen Samen nun an einer kupfernen Nadel fest, die einer Kompaßnadel ähnlich gebaut war und auf einem Zapfen schwebte. Eine kleine Wachskugel am andern Ende der Nadel bildete das Gegengewicht. Nach Herstellung dieser Anordnung näherte sich der Wurzel seitlich ein Brettchen bis auf eine Entfernung von etwa 1 mm. Dann bedeckte ich das Ganze mit einer Glasglocke, um jede äußere Ursache einer Bewegung der Nadel auf ihrem Zapfen anzuschließen. Nach fünf Tagen sah ich den Embryo sich krümmen, und das Würzelchen nach dem benachbarten Brettchen sich hinrichten, und zwar ohne daß die Nadel ihre Stellung verändert hätte, obwohl sie auf ihrem Zapfen sehr leicht beweglich war. Zwei Tage später war die Wurzel senkrecht gegen das Brettchen gerichtet und war mit

ihm in Berührung gekommen, und doch hatte die Nadel, die den Samen trug, ihre Richtung nicht geändert. Dieser Versuch ist außerordentlich schwierig und erfordert zu seinem Gelingen ganz besondere Vorsichtsmaßregeln. Der Apparat muß im Schatten stehen, denn wenn der Rezipient durch Sonnenstrahlen erwärmt würde, könnte er der in ihm enthaltenen Luft eine Bewegung erteilen, die an seiner Nadel bemerklich werden müßte. Der Versuch muß bei warmem Wetter angestellt werden, denn die Keimung des Mistelsamens geht nur außerordentlich langsam vor sich, wenn die Temperatur weniger als $+15^{\circ}$ R. beträgt. Da es leicht ist, vorjährige reife Mistelsamen bis zur Mitte des Sommers zu erhalten, habe ich den in Rede stehenden Versuch während der heißesten Tage anstellen können. Trotz dieser Vorsichtsmaßregeln wurde dieser Versuch manchmal von einem andern Umstande, in störender Weise beeinflußt. Der Schleim, der die Samen umgibt, ist sehr hygroskopisch. Das Wasser, das er aus der Atmosphäre aufnimmt oder an sie abgibt, erhöht oder erniedrigt das Gewicht des Samens, so daß er bei seiner Befestigung am Ende der beweglichen Nadel diese Schwankungen, die ihre Richtung ein wenig verändern können, ausführen läßt.

Dieser Versuch zeigte, daß die Richtung der Mistelwurzel nach benachbarten Körpern hin nicht das unmittelbare Resultat der Gravitation ist, sondern von einer Eigenbewegung infolge der Anziehung der Wurzel durch den benachbarten Körper, eine Anziehung, die also nur die mittelbare Ursache oder Bedingung der Erscheinung ist. Es ist leicht zu begreifen, daß die Krümmung des Sprosses eines Mistelkeimlings nicht unmittelbar durch die Anziehungskraft des kleinen Holzbrettchens hervorgerufen sein kann, denn eine Kraft, die diese Krümmung hervorrufen könnte, hätte noch leichter die Nadel, an der der Same befestigt war, aus ihrer Richtung gebracht. Zweifellos handelt es sich hier also um eine Eigenbewegung, d. h. um eine solche, die auf einer inneren, durch äußere Bedingungen ausgelösten Ursache beruht.

Diese Eigenrichtung des Mistelwürzelchens unter dem Einflusse der Schwerkraft zeigt in unwiderleglicher Weise, daß die Anziehungskraft nur auf die Nervimotilität der Pflanze wirkt und nicht auf seine Masse. Dasselbe gilt zweifellos für die Pflanzen der Erde. Die unbekannte Ursache der Gravitation ist nur die Bedingung für das aufsteigende Wachstum der Sprosse und das absteigende der Wurzeln; sie ist nicht die

unmittelbare Ursache dafür, sie wirkt in diesem Falle als nervimotorische Kraft. Späterhin werden wir neue Beweise für diese in der Physiologie allgemeine Tatsache bringen, daß nämlich alle sichtbaren Bewegungen der Pflanze Eigenbewegungen sind, die infolge äußerer Bedingungen stattfinden, und nicht erzwungene Bewegungen durch äußere Kräfte.

Licht wirkt auf Pflanzen ebenso energisch als richtende Kraft, wie die, deren Einfluß wir eben kennen gelernt haben. Bekanntlich verläßt der Stengel einer Pflanze in einem Zimmer mit einseitigem Lichteinfall seine senkrechte Stellung und richtet sich nach der Lichtquelle hin. Ohne Zweifel findet diese richtende Wirkung des Lichtes auf die Sprosse auch im Freien statt. Da das Licht infolge der Reflexion durch die Wolken hier allseitig annähernd gleich stark einfällt, muß es die Richtung der Sprosse nach oben bewirken und so mit der Schwerkraft in gleichem Sinne arbeiten. Man könnte sogar glauben, daß das Licht die einzige Ursache jener Richtung sei, zeigte das Experiment nicht das Gegenteil. Ich legte an einen trockenen und dunkeln Orte Sprosse von Allium Cepa und Allium Porrum, die mit ihren Zwiebeln aus der Erde genommen waren. Diese Sprosse krümmten sich an einem Teile ihrer Länge und richteten ihre Spitze aufwärts. Dieses Ergebnis erhielt ich erst nach 10 Tagen, während es bei einer Wiederholung im Freien schon nach 3 Tagen eintrat. Die Abwesenheit des Lichtes im ersten Versuche läßt nur einer Erklärung der Aufrichtung des Sprosses durch die Schwerkraft zu, als der einzigen Kraft, die in senkrechter Richtung zur Horizontalen wirkt. Doch könnte man vielleicht glauben, daß hier die Feuchtigkeit die dem Boden anfliegende Seite konvex zu werden veranlaßte. Ich habe aber schon gesagt, daß der Ort, an dem dieser Versuch gemacht wurde, sehr trocken war, so daß die Aufrichtung des Sprosses der in Rede stehenden Ursache wahrscheinlich nicht zuzuschreiben war. Doch habe ich, um alle Zweifel in dieser Richtung zu zerstreuen, diesen Versuch wiederholt, indem ich einen Sproß von Allium Porrum in einen Trog legte, der genügend Wasser zum völligen Bedecken des Stengels enthielt. Hier war der Einfluß der Feuchtigkeit aufgehoben, weil sie gleichmäßig auf alle Seiten des Stengels wirkte. Dieser unterließ die Aufrichtung. Ich wollte nun sehen, ob der blütenerfüllte Kolben am Ende des Sprosses einigen Einfluß auf die Aufrichtung ausübte. Ich entfernte ihn, und der operierte Sproß führte die Aufrichtung trotzdem

aus. Ich änderte nun den Versuch: ich legte den Sproß hin und krümmte ihn im Bogen; dann befestigte ich ihn an zwei Punkten seiner Ausdehnung am Boden. Der auf dem Boden befestigte Bogen streckte sich und wandte seine konvexe Seite nach oben. Dieser Versuch gelang mir ebensogut im Freien, wie im Dunkeln. Nur war im letzteren Falle eine viel längere Zeit notwendig. Diese Versuche lehren, daß die Aufrichtung der Sprosse gleichzeitig dem Einflusse der Schwerkraft und dem des Lichtes zuzuschreiben ist. *Bonnet* hat diese Tatsache durch Versuche bewiesen, die ich mit gleichem Ergebnisse wiederholt habe. Ich steckte die noch junge Spitze eines Sprosses von Mercurialis annua in die Öffnung einer mit Wasser gefüllten Flasche, die aufrecht hingestellt war. Dann beugte ich den unteren Teil dieses Sprosses abwärts und hielt ihn so durch eine Ligatur am Flaschenhals fest. Der so gebogene Teil des Stengels besaß keine Blätter. Dem Einfluß des Lichtes ausgesetzt, richtete die Pflanze bald ihr freies Ende, d. h. den unteren Teil, in die Höhe. Also ist es nicht etwa nur die Spitze des Stammes, die das Bestreben hat, sich aufzurichten. Wir werden bald sehen, daß diese Neigung sich in allen seinen Teilen, soweit sie gefärbt sind, äußert.

Die Sprosse richten sich manchmal auch nach der Erde hin, in die sie ihre Wurzeln hineinbohren. Diese Erscheinung verdient ganz besondere Beachtung, einerseits schon an sich, dann auch wegen der begleitenden und auslösenden Umstände. Viele Pflanzen besitzen außer den Luftsprossen auch unterirdische, wie ich in meinen Untersuchungen über das Wachstum und die Vermehrung der Pflanzen*) gezeigt habe. Diese unterirdischen Sprosse kriechen horizontal im Boden, ohne eine Neigung zur Aufrichtung zu zeigen. Sie sind weiß wie die Wurzeln, deren Richtung und Umgebung sie teilen. Manchmal sind sie aber rötlich gefärbt, wie z. B. bei Sparganium erectum. Dann ist aber nur die Epidermis gefärbt und nicht das darunterliegende Gewebe. Wenn die Spitze dieser unterirdischen Sprosse die Oberfläche des Erdbodens erreicht, ergrünt sie und richtet sich auf. Warum äußert sich nun diese Neigung, die in dem weißen oder vielmehr farblosen Sproß nicht vorhanden war, sofort in ihm, sobald er ergrünt? Sollte es einen geheimnisvollen Zusammenhang zwischen der Färbung der Teile und den

*) Mémoires du Muséum d'histoire naturelle, t. 8. p. 29.

verschiedenen Richtungen, die sie annehmen, geben? Die Beobachtung wird uns über dieses Rätsel aufklären.

Im allgemeinen richten sich die Sprosse dem Lichte zu, was mit ihrer fast stets grünen Färbung in Einklang steht. Die Wurzeln richten sich entsprechend ihrem Mangel an Farbe nie nach dem Lichte. Die Farbe der Wurzeln ist tatsächlich nur die des entfärbten Pflanzengewebes. Man kann sie nicht mit dem matten Weiß der Kronblätter mancher Pflanzen vergleichen, das von einem weißen Farbstoffe herrührt. Das Licht, die hauptsächlichste, wenn auch nicht die einzige Ursache der Färbung der Sprosse und ihrer Organe, besitzt nicht die Fähigkeit, die Färbung der Wurzeln zu veranlassen, wie man sich überzeugen kann, wenn man die Wurzeln in Wasser, in einem Glaszylinder sich entwickeln läßt. Trotz des Lichteinflusses bleiben sie immer farblos Das hat nichts mit dem Untertauchen zu tun, denn die Blätter der Wasserpflanzen sind trotz ihrer Entwicklung unter Wasser gefärbt. Im allgemeinen besitzen die Wurzeln keine Neigung, dem Lichte zuzuwachsen; diese Neigung tritt aber ein, wenn, was mitunter vorkommt, die Spitze einer Wurzel eine leicht grünliche Färbung annimmt. Ich hatte Samen von Mirabilis jalapa in feuchtem Moos keimen lassen und gesehen, daß Wurzeln, die schon fingerlang geworden waren, eine leicht grünliche Spitze besaßen. Ich wollte nun sehen, ob diese Wurzeln sich dem Lichte zuwenden würden. Zu diesem Zwecke brachte ich sie in ein Glasgefäß, das mit Wasser gefüllt war, und in dessen Holzdeckel mehrere Löcher zur Aufnahme und Befestigung der Wurzeln gebohrt waren. Ich umhüllte den Zylinder mit schwarzem Stoffe und ließ bloß einen schmalen vertikalen Spalt frei, durch den das Licht Zutritt in das Innere hatte. Diesen Spalt richtete ich gegen die Sonne. Einige Stunden später sah ich, daß die Wurzeln ihre Spitze hakenförmig gekrümmt und sie nach dem Spalte, durch den das Licht eindrang, gerichtet hatten. Ich stellte den gleichen Versuch mit Wurzeln an, deren Spitze nicht grün gefärbt war, und sie blieben unbeweglich. Aus diesem Versuche geht klar hervor, daß die Farbe eine von den Bedingungen der Lichtwärts- und infolgedessen Aufwärtsrichtung der Pflanzen ist. Das trifft in solchem Maße zu, daß Stengel, wenn sie nur farblos sind, sich abwärts richten. Ich habe diese auffällige Tatsache bei mehreren Wasserpflanzen beobachtet, besonders bei Sagittaria sagittaefolia. Die Sprosse entstehen aus Achselknospen der Blätter, die bei dieser Wasserpflanze alle eine

Wurzelrosette bilden. Diese Knospen richten ihre Spitze aufwärts wie bei allen anderen Pflanzen. Die jungen Sprosse, die aus diesen Knospen entstehen, sind völlig farblos wie bei den Wurzeln; auch richten sie sich, nicht wie die gefärbten Sprosse, nach oben, sondern dem Erdzentrum zu, und verhalten sich bei dieser Umkehrung wie die Wurzel eines invers gepflanzten Samens. Um in diese Stellung zu gelangen, durchbohrt der junge Sproß die ganze Dicke der Blattstielscheide, in deren Achsel er entstanden ist, und überwindet so das mechanische Hindernis, das seinem abwärts gerichteten Bestreben entgegensteht. Dieser unterirdische Stengel, dessen Blätter, wie er selbst, farblos sind, gräbt sich in den Schlamm ein, wo er bald eine horizontale Stellung einnimmt. Erst nachdem er eine gewisse Länge erreicht hat, wird seine Knospe grün, und sofort beginnt er sich, aufwärts zu richten, und wird ein Luftsproß. Die Wurzeln zeigen manchmal das entsprechende, aber entgegengesetzte Verhalten. Bekanntlich bilden manche Pflanzen Wurzeln an verschiedenen Stellen ihres Stammes. Sind diese Luftwurzeln farblos, so richten sie sich stets dem Erdzentrum zu, sind sie dagegen grün, so biegen sie ihre Spitze um und richten sie aufwärts. Dieses letztere Verhalten habe ich bei Pothos crassinervia und Cactus phyllanthus beobachtet. Die Sprosse krümmen sich aufwärts nicht vermöge ihres morphologischen Charakters, sondern infolge ihres grünen Parenchyms; und die Wurzeln wachsen nicht erdwärts in ihrer Eigenschaft als solche, sondern weil ihr Parenchym farblos ist. Übrigens bezeichne ich, wenn ich die Farbe des peripheren Parenchyms als die Ursache der verschiedenen Richtung von Wurzel und Sproß angebe, damit nur eine allgemeine Organisationsbedingung, die diesen Richtungsunterschied beständig begleitet. Wir werden auf das Zusammentreffen dieser Erscheinungen noch zurückkommen. Die Wurzeln der Erdpflanzen richten sich, wie wir gesehen haben, nach dem Lichte, wenn ihr Parenchym gefärbt ist. Sind sie farblos, so bekunden sie gar kein Richtungsbestreben, weder dem Lichte zu, noch von ihm weg. Das Würzelchen des Mistelkeimlings läßt in dieser Hinsicht ein besonderes Verhalten erkennen. Es ist weniger tiefgrün, als der Sproß des Keimlings, und wendet sich, statt wie von einem grünen Pflanzenteile zu erwarten wäre, nicht dem Lichte zu, sondern stets von ihm weg, als würde es von ihm abgestoßen. Um das zu beobachten, muß man im Innern eines Zimmers einem Fenster gegenüber einen Faden ausspannen,

und an ihm Mistelsamen mit Hilfe ihres eigenen Schleimes festkleben. Bei warmem Wetter keimen diese Samen rasch, und man kann dann sehen, wie die Würzelchen sich nach dem Innern des Zimmers hinwenden. Diese Neigung, sich vom Lichte abzuwenden, ist hier die einzige, die sich an dem Würzelchen geltend macht, denn der dünne Faden, an dem es befestigt ist, übt keine genügende Anziehung aus, um es auf sich hinzulenken. Je näher man mit dem Faden dem Fenster kommt, um so energischer wird das Bestreben des Würzelchens, das Licht zu fliehen. Ich habe mehrere derartige Samen im Innern des Zimmers auf die Fensterscheiben geklebt. Alle Würzelchen richteten sich nach dem Innern des Zimmers, indem sie ihrem Bestreben folgten, sich vom Lichte abzuwenden, und nicht dem, das sie in jeder andern Lage veranlaßt hätte, nach der Scheibe hinzuwachsen, auf der sie befestigt waren. Gleichzeitig hatte ich eine Anzahl Samen draußen, auf der andern Seite der Scheibe angeklebt. Alle Würzelchen richteten sich gegen die Oberfläche dieser Scheibe, indem sie gleichzeitig zwei richtenden Einflüssen folgten, die in gleichem Sinne wirkten, nämlich dem Bestreben, das Licht zu fliehen, und der Anziehung durch die Unterlage. Ich wandte nun einige Keimlinge um und befestigte sie in einer ihrer natürlichen Lage entgegengesetzten Stellung. Die Samen aus dem Innern, deren Würzelchen ich gegen die Scheiben gerichtet hatte, wendeten sie bald wieder dem Zimmer zu. Die von außen, deren Wurzeln ich nach außen hingewandt hatte, richteten sie bald wieder gegen die Scheibe. Aber nicht nur das direkte Licht besitzt die Fähigkeit, die Rückwärtsbewegung der Mistelwurzel auszulösen. Auch das reflektierte Licht erzeugt die gleiche Wirkung. Ich habe mich davon durch folgenden Versuch überzeugt. Ich nahm einen hölzernen Zylinder, dessen eines Ende mit einer Glasscheibe, und dessen anderes mit einem festschließenden Holzdeckel versehen war. Auf die Innenseite der Glasscheibe klebte ich mehrere Mistelsamen und hängte den Zylinder unter einem Mansardendache senkrecht auf, so daß das mit der Glasscheibe verschlossene Ende nach unten gerichtet war. So war das Innere des Rohres nur von den durch die Gegenstände der Umgebung reflektierten Lichte beleuchtet. Sämtliche Wurzeln der Versuchsexemplare richteten sich aufwärts, indem sie das von hinten eindringende Licht flohen. Es war nun interessant zu wissen, ob diese eigenartige Neigung der Mistelwurzel das Ergebnis einer vom Lichte bewirkten Ab-

stoßung wäre. Ich nahm einen Mistelsamen, der vorher an einem Faden dem Lichte gegenüber gekeimt hatte. Dieser Samen besaß zwei Embryonen, deren Würzelchen nach derselben Seite hin gekrümmt waren. Ich befestigte diesen Samen an dem einen Ende der kupfernen Nadel, die ich schon zu dem oben beschriebenen Versuche benutzt hatte, der Nadel, die wie eine Kompaßnadel auf einem Zapfen schwebte. Ich bedeckte den Apparat mit einer Glasglocke, stellte ihn an ein Fenster, das nicht von direktem Sonnenlichte getroffen wurde, und richtete die beiden Würzelchen sorgfältig gegen das Licht. Nach einigen Tagen änderten die Würzelchen ihre Richtung und wandten sich dem Innern des Zimmers zu, ohne irgend eine Richtungsänderung der Nadel zu veranlassen. Dieser Versuch zeigte mir, daß die Mistelwurzel das Licht infolge seiner Eigenbewegung flieht und nicht infolge einer auf sie ausgeübten Abstoßung. Denn eine Kraft, die fähig wäre, das Stengelchen des Mistelkeimlings zu krümmen, müßte um so mehr genügen, diese leichtbewegliche Nadel, die den Keimling trug, zu bewegen. Aus diesen und aus den früher beschriebenen Versuchen folgt, daß sich an der Mistelwurzel unter dem Einflusse zweier verschiedener nervimotorischer Kräfte und zweierlei Richtungsbestrebungen geltend machen. Der erste dieser Faktoren, der in der besonderen Anziehungskraft der Körper besteht, ist die Ursache des Richtungsbestrebens der Wurzel gegen diese Körper hin. Der zweite, das Licht, ist die Ursache des Richtungsbestrebens, das sich in einer Flucht vor ihm äußert.

Zur Vervollständigung meiner Beobachtungen über die Mistel mußte ich mich noch davon überzeugen, welche Richtung das Würzelchen eines an einem Faden angeklebten Samens im Dunkeln annehmen würde, daß also der besonderen Anziehungskraft der Körper entzogen wäre. Meine Versuche in dieser Richtung haben keine deutlich ausgesprochenen Resultate ergeben. Ich habe dabei die Wurzel alle möglichen Stellungen einnehmen sehen. Doch konnte ich beobachten, daß die Wurzel nur selten erdwärts gerichtet war; etwas häufiger stand sie horizontal oder in einem Winkel zum Horizonte geneigt; meist wuchs sie aufwärts. Die einzige Tatsache, die mit Sicherheit aus diesen Versuchen hervorgeht, ist die, daß die Mistelwurzel keine Neigung hat, dem Erdzentrum zuzuwachsen, wie bei den meisten Erdpflanzen. Man kann daraus den wirklich paradoxen Schluß ziehen, daß die Mistelwurzel, die der besonderen

Anziehung der Körper folgt, der Erdschwere nicht folgt, die doch nichts anderes ist, als die Summe der Anziehungskräfte aller Körper, aus denen die Erde besteht.

In den bisher mitgeteilten Beobachtungen über die Mistel habe ich nichts über die Richtung der Plumula gesagt, weil diese sich erst ein Jahr nach der Keimung entwickelt. Zunächst zeigt sich vom Sprosse der Mistel nur der Teil zwischen den Cotyledonen und dem Wurzelhalse. Die Plumula die zwischen den Kotyledonen sitzt, bleibt während des ersten Jahres im Wachstum zurück und nimmt daher während der Keimung keine bestimmte Richtung ein. Die Cotyledonen selbst, die mittels des sie umgebenden Schleimes auf der Unterlage festgeklebt sind, haben nicht die Möglichkeit, irgendeine besondere Richtung einzunehmen. Erst im Frühlinge des zweiten Jahres lösen sich die vertrockneten Cotyledonen ab, und der Sproß beginnt seine ersten Blätter zu entwickeln.

Die Pflanzen weisen noch eine Art von bestimmten Richtungen auf, die die Naturforscher viel beschäftigt hat. Ich meine die Richtung der Blattoberseite nach dem Himmel, und der Unterseite nach der Erde. Wendet man ein Blatt um, und hält man die Unterseite nach oben gerichtet fest, so tritt entweder an der Blattfläche oder am Blattstiele eine Drehung ein, durch die die untere Seite wieder erdwärts und die obere Seite wieder himmelwärts gewandt wird. *Bonnet*[1]) hat viele Untersuchungen über diese Erscheinung angestellt, die er durch den Einfluß der Erdfeuchtigkeit auf die Blattunterseite erklären zu können glaubte. Aber ein solches Richtungsbestreben der Blattunterseite auf der Feuchtigkeit hin kann man nicht annehmen, weil die Umkehrung dieser Organe im Wasser ebensogut stattfindet, wie in der Luft. Diesen Versuch verdanken wir *Bonnet* selbst, und es ist merkwürdig, wie er übersehen hat, daß der Versuch seine eigene Theorie umstürzte. Übrigens hat *Bonnet* nur, weil er die Richtungsbewegungen der Blätter nicht in ihrer Gesamtheit studierte, behaupten können, daß die sogenannte Oberseite der Blätter sich immer himmelwärts und die entgegengesetzte immer erdwärts richtet. In dieser Hinsicht gibt es sehr bemerkenswerte Ausnahmen. Es besteht fast immer ein merklicher Unterschiede im Bau zwischen der oberen und der unteren Seite der Blätter. Die Oberseite ist meist dunkler als die Unterseite, die gewöhnlich grünlichweiß ist. Dieser Farbenunterschied zwischen den beiden Seiten des Blattes fällt meist mit einem Richtungsunterschiede dieser

beiden Seiten zusammen; die dunkler gefärbte wendet sich dem Lichte zu oder, allgemeiner gesagt, dem Himmel. Die schwächer gefärbte wendet sich dagegen stets erdwärts. Sobald die Oberseite des Blattes schwächer gefärbt ist als die Unterseite, nimmt das Blatt eine Lage ein, die umgekehrt ist, als die bei fast allen andern Pflanzen. Die Stellung ist verkehrt, d. h. die Oberseite ist erdwärts, die Unterseite himmelwärts gerichtet. Das habe ich bei mehreren Gramineen beobachtet. Bei vielen Arten dieser Familie stehen die Blätter verkehrt. Ihre Oberseite ist matt, ihre Unterseite lebhaft grün. Diese letztere ist stets himmelwärts gerichtet, und zwar vermöge einer Torsion der Blattfläche. Diese Erscheinung kann man besonders leicht bei den Getreidearten beobachten. Diese Pflanzen bilden vor Erscheinen der Ähre eine Menge Blätter, die in die Luft hinauswachsen und ihre Spitze wieder abwärts neigen, so daß sie einen Bogen bilden. Nun ist in diesem Bogen stets die Unterseite der Blätter aufwärts gerichtet, die Oberseite abwärts. Mit einiger Aufmerksamkeit kann man die gleiche Erscheinnng an manchen einfachen Gräsern beobachten, die wir täglich mit Füßen treten. Ich habe nur wenige Gräser gefunden, denen diese Anordnung fehlte. Man findet sie z. B. nicht bei Zea Mays, auch nicht bei Triticum repens und Agrostis rubra. Es ist aber bei diesen Pflanzen auch nicht wie bei den meisten andern Gramineen das Überwiegen der Farbe der unteren Blattseite zn beobachten. Ich habe beobachtet, daß Stoffe, die äußerlich die Färbung des Blattes verdecken, ohne Einfluß auf die Richtung sind, die diese vermöge ihrer Färbung annehmen. So wendet das Roggenblatt die Unterseite stets nach oben, obwohl diese Seite von einem blaugrauen Staube bedeckt ist, der die grüne Farbe verdeckt, und sie weniger stark gefärbt erscheinen läßt als die Oberseite. Wischt man das Blatt ab, so verschwindet dieser Schein. Dann sieht man, daß die aufwärts gerichtete Unterseite in der Tat stärker gefärbt ist, als die abwärts gerichtete Oberseite. Blätter, deren Seiten beide in gleicher Weise gefärbt sind, richten keine ihrer Seiten gegen das Licht, sondern gewöhnlich die Spitze gerade nach oben, wie z. B. die Blätter der Typhaceen und die pfriemenförmigen Blätter der Alliumarten. Das aufrechte Wachstum dieser Blätter beruht auf der gleichen Ursache, wie das der blattlosen Stengel der Pflanzen aus den Gattungen Allium, Scirpus, Juncus usw. Die Blätter der Mistel, die auf beiden Seiten gleich gefärbt sind, wenden sich gleich-

falls ohne Unterschied dem Lichte zu, und ich habe bemerkt, daß die Spitzen dieser Blätter das Betreben haben, sich nach oben zu richten, ganz wie die Sproßspitzen dieser Pflanze, sobald sie eine gewisse Länge erreicht haben. Aus diesen Beobachtungen folgt, daß die Eigenrichtung der entgegengesetzten Blattseiten beständig in Beziehung zu deren Färbung steht. Immer wendet sich die stärker gefärbte Seite nach oben, die weniger stark gefärbte nach unten. Also nicht gemäß ihrem morphologischen Charakter als Ober- und Unterseite, sondern als Seiten verschiedener Färbung nehmen sie eine bestimmte Eigenrichtung an.

Die Blütenblätter unterliegen bezüglich der Richtung ihrer Seiten ähnlichen Gesetzen wie die Blätter. Immer ist es ihre intensiver gefärbte Seite, die sich dem Lichte zuwendet, und meist ist es wie bei den Blättern, die Oberseite, die dieses Überwiegen der Färbung aufweist, das, wenn auch oft unbedeutend, doch stets vorhanden ist. Man kann es sogar bei weißen Blumenblättern beobachten: Man betrachte z. B. ein Blumenblatt der weißen Lilie (Lilium album), und man wird sich überzeugen, daß die Oberseite von einem matten und sehr intensiven Weiß ist, während die Unterseite eine viel mattere Färbung aufweist. Die weiße Farbe dieser Blüten beruht wie alle anderen Farben an diesen Organen auf einem besonderen Farbstoffe, der in dem subepidermalen Parenchym abgelagert ist; das trifft auch für die grüne Farbe der Blätter zu. So beruht also die weiße Farbe mancher Blüten keineswegs auf derselben Ursache, wie die der Wurzeln und etiolierten Sprosse. In den weißen Blütenblättern ist ein weißer Farbstoff enthalten; in den Wurzeln und etiolierten Sproßen überhaupt keiner, so daß die Eigenfarbe der Gewebe, eine annähernd weiße Farbe, zum Vorscheine kommt.

Die Blumenblätter haben die Neigung, sich wie die Laubblätter umzuwenden, wenn man ihre Oberseite nach unten kehrt, indem man die Blüte, zu der sie gehören, in inverser Lage festhält. Ich habe diese Beobachtung an den Blütenblättern von Lilium album gemacht. Aber diese Umwendung findet nur mittels Torsion statt und ist nie so vollständig wie die der Laubblätter, die durch den Blattstiel eine große Beweglichkeit erhalten. Leichter kann man das Richtungsbestreben der ganzen Blütenoberseite gegen das Licht beobachten; diese Tatsache ist so bekannt, daß ich glaube, mich nicht dabei aufhalten zu müssen. Es gibt aber doch Blüten, deren

Öffnung ständig nach unten gekehrt ist; das rührt zweifellos von ihrem Gewichte und der Schwäche ihres Blütenstiels her. Ich glaube, daß es aber auch manchmal auf der natürlichen Neigung der Unterseite nach oben beruht, wenn diese stärker gefärbt ist als die Oberseite. Bei den Blüten von Digitalis purpurea, Symphytum officinalis, Fritillaria imperialis u. a. ist die Oberseite schwächer gefärbt als die Unterseite, die schon deswegen die Neignng besitzen muß, sich nach oben zu wenden. Daher richten diese Blüten ihre Öffnung stets nach unten; durch Eigenbewegnng nehmen sie diese Stellnng ein. Im folgenden Abschnitte findet sich der Beweis für diese Behauptung. Bei den Schmetterlingsblüten kann man fast immer die Fahne ihre Oberseite dem Lichte sich zuwenden sehen, was mit der intensiveren Färbung dieser Seite in Einklang steht. Die Flügel dagegen, die sich mit ihren schwächer gefärbten Oberseiten aneinanderlegen, setzen ihre Unterseiten, die intensivere Färbung anfweisen, seitlich dem Lichte aus. In der Gattung Phaseolus kann man sogar beobachten, daß die Flügel sich tordieren, und ihre Unterseite nach oben wenden. Das Gegenteil ist bei den Blüten von Melilotus officinalis der Fall. Hier ist es die Oberseite der Flügel, die sich durch Torsion nach oben wendet, und das stimmt wiederum mit der stärkeren Färbung der nach oben gewendeten Seite überein. So verhalten sich die Blütenblätter genau wie Laubblätter bezüglich der Stellungen, die sie einnehmen. Bei beiden ist das Überwiegen der Färbung irgendeiner der beiden Seiten die Bedingung, die die Richtung dieser Seite zum Lichte nnd nach oben bestimmt.

Die Fruchtknoten nehmen nach dem Abfallen der Blüten hänfig eine besondere Stellung ein, die von der der Blüten verschieden ist. Bei Digitalis purpurea z. B. richtet sich der Fruchtknoten nach dem Abfallen der abwärts gewendeten Blüte anf nnd wendet seine Spitze in die Höhe. Diese Tatsache steht mit der grünen Farbe des Fruchtknotens in Einklang. Er richtet sich in die Höhe, in derselben Weise und aus demselben Grunde wie ein Stengel. Genau die entgegengesetzte Erscheinnng kann man bei Convolvulus volubilus und arvensis beobachten. Die Blüte war aufwärts gewandt. Kaum ist sie abgefallen, so bekommt der Fruchtknoten die Neignng, sich durch Torsion des Stieles abwärts zu wenden. Sicher beruht diese Torsion des äußerst kräftigen Stieles nicht auf dem Gewichte des Fruchtknotens, der unmittelbar nach dem Abfallen

der Blüte noch sehr klein und sehr leicht ist; man muß also die Ursache dieses besonderen Richtungsbestrebens anderswo suchen. Der nackte Fruchtknoten ist nun weiß oder vielmehr farblos, wie eine Wurzel, und eben deswegen hat er die Neigung, sich endwärts zu wenden. Bei Convolvulus sepium ist das nicht der Fall; hier ist der Fruchtknoten nach dem Abfallen der Krone von zwei Kelchblättern umgeben, die als grüne Organe dem Himmel zustreben und den Fruchtknoten in dieser Richtung erhalten. So stehen die Erscheinungen der Eigenrichtung, die wir bei den verschiedenen Pflanzenteilen beobachten, beständig in Beziehung zur Färbung. Wir können also nicht umhin, zu behaupten, daß der Unterschied in der Farbe die organische Bedingung ist, an die jene Richtungsunterschiede geknüpft sind. Die Sprosse richten sich nach oben und dem Lichte zu, weil sie gefärbtes Parenchym besitzen: die Laub- und Blütenblätter richten irgend eine ihrer Seiten nach oben und dem Lichte zu, weil auf dieser Seite das subepidermale Parenchym stärker als auf der entgegengesetzten gefärbt ist, die dann erdwärts gewandt wird. Und so ist die Färbung des Stengels im Gegensatze zur Farblosigkeit der Wurzel eine Erscheinung die der stärkeren Färbung der einen Blattseite im Gegensatz zur schwächeren der andern entspricht.

Nachdem wir die Richtungserscheinungen an den entgegengesetzten Blattseiten betrachtet haben, bleibt uns noch folgende Frage zu entscheiden: Werden diese Richtungen dem Blatte durch äußere Kräfte mechanisch aufgedrängt, oder sind sie der Erfolg von Eigenbewegung, die durch den Einfluß jener Kräfte bedingt werden? Zur Entscheidung dieser Frage habe ich folgende Versuche ausgeführt. Ich nahm die Blätter mehrerer Pflanzen und nach Entfernung ihres Blattstiels, ersetzte diesen durch ein Haar, das an der Blattfläche mittels eines Häkchens befestigt war; am andern Ende des Haares hing ein Stück Blei. Dann versuchte ich diese Vorrichtung in einem wassergefüllten Zylinder, nachdem ich diesen längere Zeit hatte ruhig stehen lassen, damit das Wasser keine Eigenbewegung mehr hätte. Das Gewicht des Bleies ließ das Blatt im Zylinder untersinken; da aber vermöge seines geringen spezifischen Gewichtes das Blatt vom Wasser aufwärts gehoben wurde, stellte es sich in vertikaler Richtung ein, mit seiner Spitze nach oben, und ich trug Sorge, daß seine Unterseite dem Lichte zugewandt war.

Durch *Bonnets* Untersuchungen weiß man, daß untergetauchte Blätter sich ebenso umwenden wie in Luft befindliche. Ist die Umkehrung des Blattes einer Anziehungskraft des Lichtes auf die Blattoberseite zuzuschreiben, so müßte diese Umkehrung in unserem Versuche mittels des den Blattstiel ersetzenden Haares erfolgen, und zwar noch leichter als unter natürlichen Bedingungen, weil das Haar einer Torsion einen geringeren Widerstand entgegensetzte, als der Blattstiel, der doch auch unter solchen Bedingungen tordiert wird. Das Ergebnis dieses Versuches war, daß das Blatt völlig unbeweglich blieb, und kein Bestreben zeigte, sich umzuwenden. Als ich aber den Versuch mit länglichen, noch sehr jungen Blättern anstellte, z. B. den Blättern des Pfirsichbaumes (Amygdalus persica) oder den Blättchen des Nußbaumes (Juglans regia), da sah ich den oberen Teil des Blattes sich um sich selbst tordieren und seine Oberseite dem Lichte zuwenden, ohne daß das Haar irgendwelche Torsion erfahren hätte, was ich aus der Stellung des Häkchens schloß, mit dem das Haar am Blatte befestigt war. Diese Versuche zeigen schon, daß das Licht keine Anziehungskraft auf die Blattseite ausübt, die sich ihm gewöhnlich zuwendet, und daß die Umkehrung dieser Organe das Ergebnis einer Eigenbewegung ist. Diese Wahrheit wird außer Zweifel gesetzt durch folgenden Versuch: ich nahm ein Stengelstück von Polygonum convolvulus, das zwei gleichgerichtete Blätter auf der gleichen Seite trug. An dem oberen Stengelteile befestigte ich mittels eines Häkchens ein Haar; ein Bleistück am andern Ende des Haares versenkte dieses Stengelstück in inverser Lage, so daß die zwei Blätter, die es trug, ihre Oberseite schräg gegen die Erde und ihre Unterseite schräg gegen das Licht richteten. Die beiden Blätter wandten sich bald durch Torsion ihrer Stiele um; das Stengelstück, das sie trug, zeigte keinerlei Ortsveränderung, und das Haar, das es im Wasser schwebend erhielt, nicht die mindeste Torsion. Dieses dünne Haar setzte der Torsion einen unendlich viel geringeren Widerstand entgegen, als die Blattstiele. Wenn also diese sich bei der Umkehrung des Blattes tordiert hatten, so beweist das unumstößlich, daß das keine Attraktionswirkung ist, sondern daß die Umkehrung auf einer Eigenbewegung beruht, die durch den Einfluß eines äußeren Faktors auf das Blatt ausgelöst wird.

Das Licht ist nicht der einzige Faktor, dessen Einfluß die Umkehrung eines Blattes veranlassen kann. Wie *Bonnet* habe

auch ich beobachtet, daß diese Organe sich auch in völliger Finsternis umwenden, und so ohne Mithilfe des Lichtes, das Bestreben zeigen, eine ihrer Seiten der Erde zuzuwenden. Die Beobachtung lehrt, daß die Ursache der Schwerkraft bei der Auslösung dieses Phänomens eine ähnliche Rolle spielt, wie das Licht. Die weniger gefärbte Seite des Blattes strebt wie die Wurzeln der Erde zu; die intensiver gefärbte wie die Sprosse dem Himmel oder in der der Schwere entgegengesetzten Richtung. Man könnte vielleicht glauben, daß nur eine der beiden Seiten ein bestimmtes Richtungsbestreben besitzt, und daß die andere sich dabei passiv verhielte. Es scheint mir bei den Blättern unmöglich, diesen Zweifel zu lösen, der bei der Mistel durch das deutliche Bestreben, das Licht zu fliehen, gehoben wird. Diese Wurzel ist nicht so grün wie der Stengel, dessen Fortsetzung sie bildet, und diese schwächere Färbung ist offenbar die Ursache ihres vom Lichte weggerichteten Bestrebens. Man kann nicht umhin, hier einen Analogieschluß zuzulassen, und zuzugeben, daß die stärker gefärbte Seite dem Lichte zustrebt, die weniger stark gefärbte aber sich von ihm abwendet; und mit der gleichen Begründung kann man behaupten, daß die beiden Seiten der Blätter ein entgegengesetzt gerichtetes Bestreben in bezug auf die Schwerkraft haben. So ist es also durch die Beobachtung in genügender Weise festgestellt, daß der Unterschied in der Farbe die organische Bedingung ist, die ständig die Richtungsverschiedenheiten der Pflanzenteile begleitet; es ist ferner erwiesen, daß die Pflanzen stets durch Eigenbewegungen ihre Organe in bestimmter Weise richten, und daß infolgedessen die äußeren Faktoren, die diese Richtungen bedingen, auf die Pflanze nur als nervimotorische Kräfte wirken. Die durch diese Kräfte bewirkte nervimotorische Bewegung bewirkt ihrerseits die in Rede stehenden Eigenbewegungen. Darum wenden sich invers gestellte Blätter, deren Nervimotilität aufgehoben ist, auch wohl mehr um. Wie wir im vorigen Abschnitte gesehen haben, kann man die Beweglichkeit der Sinnpflanze völlig aufheben, indem man sie für kürzere oder längere Zeit der Dunkelheit aussetzt. Nun habe ich die Erfahrung gemacht, daß, wenn die Pflanze durch diese Behandlung unfähig geworden ist, sich unter dem Einflusse von Erschütterungen zu bewegen, sie auch nicht mehr imstande ist, sie durch Eigenbewegung umzuwenden, wenn man sie invers stellt. Die Blätter der Sinnpflanze wenden sich rasch um,

wenn man sie umkehrt, selbst in tiefster Dunkelheit. Als ich nun einige Blätter einer Sinnpflanze umkehrte, die seit $4^1/_2$ Tagen in völliger Dunkelheit bei 22—24° verweilt hatte, und deren Blätter keinerlei Bewegung mehr unter dem Einflusse äußerer nervimotorischer Kräfte ausführten, behielten diese Blätter ihre umgekehrte Stellung bei, ohne sie während dreier Tage, die der Versuch dauerte, zu ändern. Das schließt die Kette der Beweise dafür, daß die Umkehrung der Blätter auf einer inneren Lebenstätigkeit beruht, und daß die äußeren Faktoren, die die Erscheinung auslösen, unter diesen Umständen nur als nervimotorische Kräfte wirken. Da nun ein Unterschied der Färbung der Pflanzenorgane einen Unterschied in der Richtung, die sie einnehmen, herbeiführt, so folgt daraus, daß es zwei verschiedene Arten der Nervimotion gibt, die mit dem quantitativen Unterschiede in der Färbung der Pflanzenteile in Beziehung steht.

Wir verdanken *Bonnet* einige Beobachtungen, die zu der Anschauung führen, daß die Pflanzen benachbarte Deckungen zu fliehen suchen. So krümmen die Pflanzen, die neben einer Mauer wachsen, ihre Sprosse, um sich von ihr zu entfernen. Blätter, die man mit einem Brette beschattet, entfernen sich von selbst von diesem Schutzdache. Ich habe *Bonnets* Versuche über diesen Gegenstand wiederholt und verändert; ich habe mich nicht damit begnügt, sie an Pflanzen anzustellen, die dem Lichte ausgesetzt waren, ich habe sie auch mit Pflanzen wiederholt, die in tiefste Dunkelheit versetzt waren. Ich habe gesehen, daß, wenn man die Oberseite eines Blattes an einer Pflanze im Freien mit einem Brettchen bedeckt, dieses Blatt das Bestreben hat, sich diesem Schirme zu entziehen, mit Mitteln, die nicht immer gleich, stets aber die leichtesten zur Erreichung dieses Zweckes sind. So geschieht dies zuweilen durch seitliche Krümmung des Blattstieles, manchmal durch Krümmung des Blattstieles gegen den Stengel. Ist das Brett so breit, daß das Blatt nicht darunter hervorgezogen werden kann, so krümmt sich der Blattstiel abwärts, und das Blatt wird dadurch dem Einflusse des Lichtes ausgesetzt, das seitlich unter dem Brette einfällt. Ich hatte mit einem Brettchen das Endblättchen eines Bohnenblattes bedeckt, das, wie bekannt drei Blättchen besitzt. Dieses Blättchen konnte sich dem Schirme nicht durch Bewegung seines eigenen Stieles entziehen, weil dieser zu kurz war. Da zog der gemeinsame Blattstiel durch eine Krümmungsbewegung das Blättchen unter seinem

Schutzdache hervor. Wenn man diese Verschiedenheit der Mittel zum gleichen Zwecke sieht, möchte man fast an eine geheime Intelligenz glauben, die die passendsten Mittel zur Ausführung eines bestimmten Zweckes auswählt.

Blätter, die in tiefe Dunkelheit versetzt und mit einem Schirme bedeckt werden, zeigen keinerlei Neigung, sich ihm zu entziehen. Davon habe ich mich durch mehrfache mit großer Sorgfalt angestellte Versuche überzeugt; nur konnte ich manchmal beobachten, daß Blätter, die mit einem Brettchen bedeckt waren, sich von ihm durch Senkung entfernten. Da aber diese Bewegung durch das Gewicht des Blattes bewirkt sein kann, darf man daraus nichts in bezug auf ein Bestreben schließen, sich von jenem Schirme zu entfernen. Man muß also annehmen, daß die Bewegung, bei der die Pflanzen ihre Blätter im Freien unter einem Schirme hervorziehen, auf deren natürlichen Bestreben beruht, eine ihrer Seiten dem Lichte zuzuwenden. Man kann daraus schließen, daß, wenn die Stengel sich beim Wachstume an einer Mauer vorwärts neigen, das nicht auf einem besonderen Bestreben beruht, diese zu fliehen, sondern daß dies durch die Neigung des Stammes bedingt wird, nach dem Lichte zu wachsen, das ihn hauptsächlich von vorn trifft, und dem die Rückseite an der Wand fast völlig entzogen ist.

Es gibt bei den Pflanzen noch eine andere Richtungserscheinung, deren Ursachen sich bisher der Erkenntnis der Naturforscher entzogen haben; ich meine die Erscheinung, die *Linné* den Pflanzenschlaf genannt hat. Bekanntlich nehmen beim Anbruche der Nacht die Blüten und Blätter vieler Pflanzen Richtungen und Stellungen ein, die von den Tagstellungen verschieden sind. *Bonnet*, der viele Beobachtungen hierüber angestellt hat, glaubt, daß sie mit der Feuchtigkeit zusammenhängt, die sich des Nachts vom Boden erhebt. Diese Hypothese wird durch die Beobachtung umgestoßen, denn ich habe gesehen, daß ein in Wasser versenktes Mimosenblatt gleichfalls während der Nacht die Erscheinung des Schlafes zeigt, d. h. das Zusammenfalten seiner Blättchen, die sich bei Tagesanbruch wieder entfalten. Herr *Decandolle*, der schöne Versuche über die Zustände des Schlafens und des Wachens bei Pflanzen angestellt hat, erkannte, daß diese Erscheinungen lediglich vom Mangel an Licht oder dessen Vorhandensein abhängen; aber das lehrt uns noch nichts über die Ursachen, über das Wesen dieser Vorgänge.

Das Licht übt auf Pflanzen zwei sehr verschiedene Arten von Wirkungen aus: einmal stellt es die Nervimitolität wieder her, dann aber wirkt es selbst nervimotorisch, d. h. es vernichtet die vielen Bedingungen der Nervimotilität und stellt sie gleichzeitig selbst wieder her. Im zweiten Abschnitte habe ich gezeigt, daß das Licht bei der Sinnpflanze die Nervimotilität wieder herstellt, die in dessen Abwesenheit sich erschöpft hatte. Diese Wiederherstellung der Nervimotilität durch Licht erfolgt vermöge einer Eigenschaft dieser Kraft, die wir nicht kennen. Wir haben eben gesehen, daß das Licht als nervimotorische Ursache wirkt, die Pflanzenorgane veranlaßt, bestimmte Richtungen einzunehmen. Aus diesem Zusammengreifen der Wirkungen des Lichtes auf die Pflanzen folgt, daß diese in doppelter Hinsicht einen Tagzustand haben müssen, nämlich bezüglich der erneuernden und der nervimotorischen Wirkung des Lichtes, und auch in doppelter Hinsicht einen Nachtzustand, nämlich bezüglich des Fehlens dieser beiden Wirkungen. Die Beobachtung lehrt, daß im Tagzustande die Blätter mehrerer Pflanzen zweierlei besondere Stellungen einnehmen können. Bald wenden sie direkt eine ihrer Seiten dem Lichte zu, bald ihre Spitze. Das kann man z. B. bei Mimosa pudica, bei Robinia pseudo-acacia u. a. m. beobachten. Morgens wenden diese Pflanzen ihre Oberseite dem Lichte zu, gegen Mittag aber, besonders bei starkem Sonnenscheine, richten die Blättchen ihre Spitzen nach oben, dem Lichte entgegen. Diese beiden verschiedenen Richtungen, die aufeinander senkrecht stehen, bilden zusammen den Tagzustand des Blattes. Diese beiden Richtungen kann man nicht bei allen Pflanzen beobachten, dagegen sehr oft eine andere Erscheinung, die eine gewisse Ähnlichkeit besitzt: nämlich die von *Bonnet* beobachtete konkave Form, die breite Blätter unter dem Einflusse starken Lichtes einnehmen. Diese Konkavität des Blattes beruht auf dem Richtungsbestreben seiner Ränder oder der zahlreichen Spitzen seiner Nerven nach dem Lichte. Dieses Verhalten entspricht offenbar dem solcher Blätter, die wie bei der Sinnpflanze, ihren einzigen Nerven sehr starkem Lichte zuwenden. Es rührt daher, daß sich die Nervenendigungen der Blätter verhalten, als wären sie Stengelspitzen, und in dieser Eigenschaft sich dem Lichte zuwenden. So folgen während des Tages die Blätter gewisser Pflanzen zwei Richtungstendenzen, die aufeinander senkrecht stehen; die erste richtet ihre Oberfläche dem Lichte zu, die zweite ihre Spitzen. Es ist zu beachten, daß meist die erste überwiegt, und daß

starkes Licht notwendig ist, um die zweite hervortreten zu lassen; und auch dann noch ist sie nur bei einigen Pflanzen zu beobachten. In ihrem Nachtzustande besitzen die Pflanzen nur eine bestimmte Richtung, und diese ist für verschiedene Pflanzen recht verschieden, für jede Art aber stets dieselbe. Bekanntlich sind die Blättchen der Mimosa, die Fiederstrahlen entlang nach oben zusammengefaltet, während die von Robinia pseudo-acacia ihre Spitze nach unten richten, die Blättchen von Cassia ihre Stiele so drehen, daß sie zu zweien sich mit den Oberseiten aneinanderlegen und ihre Spitze abwärts wenden usw. Die Erscheinungen finden ihre Ursache in einem besonderen Zustande des nervimotorischen Apparates, der vorwiegend bei herabgesetzter Nervimotilität eintritt, die ständig durch die äußeren Einwirkungen erschöpft wird, und bei Abwesenheit des Lichtes keine genügende Erneuerung findet. In einem Worte, der Schlaf der Blätter ist der besondere Zustand, der aus einer bedeutenden und raschen Herabminderung der Nervimotilitätsbedingungen sich ergeben muß; und so wird jede Ursache, die die Nervimotilität herabsetzt, eine dem Schlafe ähnliche Stellung hervorrufen. Das kann man bei der Mimose beobachten. Ein Stoß auf die Blätter erschöpft augenblicklich ihre Nervimotilität und läßt sie die Schlafstellung einnehmen; ihr Zusammenfalten ist tatsächlich ein Tagesschlaf. Es gibt keinen Unterschied zwischen diesem Tagesschlafe, der durch kräftige nervimotorische Wirkungen herbeigeführt wird, die rasch die Kraft der Nervimotilität erschöpfen und dem Nachtschlafe, der bewirkt wird durch Verminderung dieser sich ständig aufzehrenden Kraft, infolge Mangels an dem sie stets wieder herstellenden Einfluß.

Auch Blüten besitzen bekanntlich ebenso wie Blätter die beiden Zustände des Wachens und des Schlafens, die gewiß den Zustand der Erschöpfung und der Anhäufung nervimotorischer Kräfte zur Ursache haben. Da das Licht gleichzeitig als Erneuerer der Nervimotilität wirkt, sowie als nervimotorische Ursache, d. h. die Erschöpfung der Nervimotilität veranlaßt, so muß es bei einer bestimmten Intensitätsstufe bald mehr und bald weniger erneuern, als es zerstört, je nach den besonderen Eigenschaften der Pflanzen. So ist es nicht verwunderlich, das man Pflanzenteile findet, die am Tage die Nachtstellung aufweisen und sich bei schwachem Dämmerlichte entfalten, wie z. B. die Blüten der Mirabilis jalappa. Das Schließen dieser Blüten wird durch starkes Licht herbeigeführt

das auf sie in stärkerem Maße erschöpfend als erneuernd wirkt, während die gleiche Intensität auf die Mehrzahl der Blüten die entgegengesetzte Wirkung ausübt.

IV. Über den Einfluß der Rotationsbewegung auf die besonderen Richtungen, die die verschiedenen Pflanzenteile annehmen[5]).

Die Versuche, über die im vorigen Abschnitte berichtet wurde, haben uns gezeigt, daß die Annahme besonderer Richtungen durch die Pflanzenteile auf vitalen Eigenbewegungen beruht, deren Ursache in der nervimotorischen Wirkung zweier äußerer Kräfte besteht, des Lichtes nämlich und der unbekannten Ursache der Schwere. Könnten wir die Vorgänge in der Natur nachahmen, könnten wir nervimotorische Kräfte in Anwendung bringen, die verschieden sind von denen, die sie benutzt, um die besonderen Eigenrichtungen der Pflanzen zu bestimmen, so würde uns das die Möglichkeit geben, die Wirkungsweise dieser Kräfte auf die Nervimotilität der Pflanze festzustellen. Zwei Forscher, *Hunter* und *Knight* haben schon Versuche dieser Art angestellt; sie wollten sehen, was mit Samen geschehen werde, ob einer ständigen Rotation unterworfen, Würzelchen und Plumula abwechselnd nach oben und nach unten mit richten würden. *Hunter* steckte eine Saubohne in die Mitte eines mit Erde gefüllten Tönnchens, das in ständiger Rotation um seine horizontale Achse erhalten wurde. Das Würzelchen stellte sich in die Richtung der Rotationsachse des Tönnchens ein. *Knight**) befestigte Bohnen um die Peripherie eines Rades von 11 Zoll Durchmesser, das durch Wasserkraft in ständiger Bewegung in horizontaler Ebene erhalten wurde und 150 Umdrehungen in der Minute machte. Das Ergebnis dieses Versuches war, daß jeder Same sein Würzelchen und seine Plumula in der Richtung der Speichen des Rades einstellte. Die Würzelchen strebten nach der Peripherie und die Plumulae nach dem Zentrum hin. *Knight* wiederholte den Versuch mit einem Rade von ähnlichem Durchmesser, das in horizontaler Richtung bewegt wurde. Es machte 250 Umdrehungen in der Minute. Alle Würzelchen richteten sich auch hier gegen die

*) Philosophical Transaction of the royal Society of London. 1806.

Peripherie, nnd alle Plumnlae gegen das Zentrum, aber mit einer Neigung von 10°, und zwar den Wnrzeln nach abwärts und der Sprosse nach aufwärts. Wurde die Rotationsgeschwindigkeit dieses horizontalen Rades auf 80 Umdrehnngen in der Minute reduziert, so betrug die Neigung der Würzelchen gegen die Erde und der Plnmnlae gegen den Himmel 45°. Diese Versnche sind änßerst interessant; sie zeigen, daß es Mittel gibt, die Pflanzen Richtungen einnehmen zu lassen, die von den natürlichen sehr verschieden sind. Ich beschloß, diese Versuche zn wiederholen nnd abzuändern. Da ich aber nicht über einen danernd durch Wasserkraft bewegten Apparat verfügte, wählte ich den Ausweg, ein Uhrwerk anfertigen zu lassen, das eine gewisse Ähnlichkeit mit einem drehbaren Bratspieße hatte. Es wnrde durch ein 270 Pfund schweres Gewicht bewegt, das alle 12 Stunden anfgezogen wurde. Seine Bewegung wnrde durch einen in horizontaler Achse rotierenden Lnftwiderstand reguliert. An den vertikalen Rädern, fünf an der Zahl, waren die Achsen beiderseits über die Lager hinans verlängert. Diese Achsenverlängerungen waren im Querschnitte quadratisch, so daß man ohne Schwierigkeit ein Holzrad anbringen konnte, an dessen Umfang oder in dessen Zentrum ich einige Samen befestigte, deren Keimnng beobachtet werden sollte. Die Samen befanden sich in beiderseits offenen Glasgefäßen, die nach Einführung eine zur Keimung genügenden Wassermenge mit Stopfen verschlossen wurden. Die Samen wnrden an ihren Schalen oder Cotyledonen mit zwei sehr dünnen Kupferdrähten umwickelt, deren Enden man beiderseits an den Stopfen der Glasgefäße befestigte. Diese wnrden dann in dauerhafter Weise an dem Rade angebracht, mit dem sie sich bewegen sollten. Auf diese Weise führen die Samen bei der Rotation die nötige Wassermenge mit sich; die Glasballons, in denen sie befestigt sind, haben den Vorteil, sie jeder mechanischen Einwirkung der Umgebnng zu entziehen, in der die Bewegung stattfindet. Der Knpferdraht, den ich benntzte, war der feinste, den man zum Umwickeln von Saiten benntzt.

Ich nahm Erbsensamen und Wickensamen, die gerade zu keimen begannen: ich befestigte sie in der oben beschriebenen Weise in Glasgefäßen, die ich an dem Umfange eines Rades von 1 m Durchmesser anbrachte, das 40 Umdrehnngen in der Minute ausführte. Das Ergebnis dieser Versuche war, daß alle Würzelchen sich gegen die Peripherie wandten, und alle Plnmulae gegen das Rotationszentrum. Die Wurzeln, die ur-

sprünglich gegen das Zentrum gerichtet gewesen waren, wandten sich wieder nach der Peripherie, die Plumulae krümmten sich und richteten sich wieder nach dem Zentrum. Dieser Versuch ergab bei mehrfacher Wiederholung dasselbe Ergebnis, das auch *Knight* erhalten hatte.

Nach *Knights* Beispiel wollte ich untersuchen, welchen Einfluß eine rasche Rotation in horizontaler Ebene auf keimende Samen ausüben werde. Zu diesem Zwecke ersetzte ich den Luftwiderstand meines Uhrwerkes durch einen Holzstab, an dessen Enden ich je einen Glasballon mii Wickensamen befestigte. Dieser Holzstab bildete einen Durchmesser von 38 cm Länge und machte 120 Umdrehungen in der Minute. Die Würzelchen und Plumulae richteten sich völlig horizontal, die ersteren gegen die Peripherie, die letzteren gegen das Zentrum hin. Hier waren die Keimlinge ununterbrochen der Kraft ausgesetzt, die unter natürlichen Verhältnissen die senkrechte Stellung von Plumula und Wurzel bedingt. Aber diese natürliche Ursache war an Energie von der hier angewandten künstlichen übertroffen worden, d. h. von der Zentrifugalkraft der raschen Rotation. *Knight* hatte kein so vollständiges Resultat erzielt in seinen Versuchen mit der Bohne, die er der horizontalen Rotation unterworfen hatte, da sie doch ihre vertikale Tendenz zum Teil noch behalten hatten; und doch war die Zentrifugalkraft bei ihm viel stärker als in meinen Versuchen, da sein Rad, das 11 engl. Zoll im Durchmesser hatte (= 28 cm), 250 Umdrehungen in der Minute machte. Dieser Unterschied im Resultat hängt einzig von der Art der Samen ab, mit denen die Versuche angestellt worden waren. Ich habe die Erfahrung gemacht, daß die Wickenembryonen bezüglich ihrer Richtung viel leichter zu beeinflussen sind, als die viel größeren Bohnen und Erbsen es waren; ich habe die meisten Versuche auch mit den Wickensamen angestellt. Ich brachte eine Anzahl dieser Samen in einer Glaskugel unter, deren inneren Durchmesser sie einnahmen, indem ich sie wie gewöhnlich mit Hilfe von Kupferdraht befestigte. Dieses Glasgefäß band ich auf einem Brette fest, das seinerseits auf der Achse des horizontalen Luftwiderstandes befestigt wurde. Dieser Apparat führte 250 Umdrehungen in der Minute aus; das Rotationszentrum entsprach der Mitte dieser horizontalen Längsreihe von Samen; einer dieser letzteren war so genau wie möglich in der Mitte befestigt. Seine Wurzel beschrieb einen äußerst kleinen Kreis, denn ich glaube nicht, daß er anfangs

mehr als 2 mm Radius besaß. Diese Wurzel richtete sich völlig horizontal nach der Peripherie. Die Plumula wandte sich aufwärts. Die Wurzeln der übrigen Keimlinge, die vom Zentrum entfernter waren, richteten sich um so eher völlig horizontal nach der Peripherie. Ihre Plumulae wandten sich alle in zentraler Richtung, aber mit verschieden starker Neigung nach dem Horizonte. Die mehr als 2 cm vom Mittelpunkte entfernt waren, richteten ihre Plumulae völlig horizontal dem Zentrum; die in geringerer Entfernung befindlichen richteten sich schräg aufwärts. Schließlich vereinigten sich alle Sprosse nach weiterem Zuwachs im Zentrum, wo sie alle eine senkrecht nach oben gerichtete Stellung einnahmen. Ich wiederholte diesen Versuch mit gekeimten Samen, deren Wurzel ich abwärts richtete. Nach einigen Stunden Rotation verließen die Wurzeln diese natürliche Lage und stellten sich horizontal, indem sie sich gegen die Peripherie hin krümmten.

Die langsamste horizontale Drehung, die ich mit meinem Uhrwerke erreichen konnte, war eine von 54 Umdrehungen in der Minute. Die Wickensamen, die ihr unterworfen wurden, neigten ihre Wurzeln der Erde zu, in einer schrägen Stellung, die sich um ungefähr 45° von der Vertikalen entfernte und nach der Peripherie hin gerichtet war; die Plumulae nahmen ungefähr dieselbe Neigung gegen das Zentrum, indem sie schräg nach oben wuchsen. Diese Versuche lassen zwei allgemeine Tatsachen erkennen, nämlich 1) daß die Wurzel bei der Eigenbewegung, mittels deren sie ihre Richtung einnimmt, der Bewegung oder dem Zuge, der auf sie wirkt, folgt; sie folgt tatsächlich, wenn man sie einer Rotationsbewegung unterwirft, der Zentrifugalkraft, d. h. sie stellt sich in der Richtung des Radius ein und wächst nach der Peripherie; 2) daß die Plumula bei der Eigenbewegung, die sie richtet, gegen die Bewegung oder den Zug, der auf sie wirkt, reagiert. Der Rotation unterworfen, richtet sich die Plumula in dem der Zentrifugalkraft entgegengesetzten Sinne, d. h. sie stellt sich im Radius ein, indem sie gegen das Zentrum hinwächst.

Nachdem ich so die Untersuchungen von *Knight* wiederholt und bestätigt hatte, wollte ich auch die *Hunter*schen wiederholen. *Hunter* ließ einen Samen um sich selbst rotieren und sah, daß die Wurzel sich in der Richtung der Rotationsachse einstellte. Diese höchst unvollständige Beobachtung verdiente weiter verfolgt zu werden. Ich befestigte einen Glasballon mit Wickensamen auf dem Zentrum eines Rades, das 40 Umdrehungen

in der Minute machte. Es wurde die Längsseite von Samen, die von zwei Kupferdrähten festgehalten waren, so genau wie möglich in die Verlängerung der Rotationsachse gebracht, die ungefähr von Nordost nach Südwest gerichtet war. Die Würzelchen und die Plumulae stellten sich beide in der Richtung der Achse ein, in direkt entgegengesetztem Sinne. Die Würzelchen wuchsen nach Südwest, die Plumulae nach Nordost. Das gleiche Ergebnis trat bei allen Graden der Geschwindigkeit, die ich anwenden konnte, ein, was mir zeigte, daß die Erscheinung von der Geschwindigkeit unabhängig war. Ich glaubte nun, die besondere Richtung der Plumulae und des Würzelchens könnte von der Richtung der Rotation abhängen. Ich wiederholte den Versuch, indem ich das Rad in entgegengesetzter Richtung als vorher sich drehen ließ; aber das Ergebnis änderte sich nicht, die Würzelchen richteten sich ständig nach Südwest und die Plumulae nach Nordost. Ich wußte nun nicht, welcher Ursache ich diese besondere Richtung von Plumulae und Würzelchen zuschreiben sollte, als ich auf den Gedanken kam, mich von der horizontalen Lage der Radachse zu überzeugen. Ich legte eine Libelle an und sah, daß sie gegen Südwest um den Betrag von etwa $1^1/_2{}^0$ geneigt war. Diese Neigung schien mir trotz ihrer geringen Größe die richtende Ursache für die Organe der Keimlinge zu sein. Um mich davon zu überzeugen, neigte ich das Uhrwerk ein wenig, so daß die Radachsen sich nach Nordost zu senkten, und wiederholte in dieser Stellung meinen Versuch. Da waren die Richtungen von Wurzel und Plumula umgekehrt wie in den früheren Fällen. Die Würzelchen wandten sich nach Nordost und die Plumulae nach Nordwest. So konnte ich daraus entnehmen, daß das Würzelchen sich nach der abfallenden Seite der Achse wendet, deren Neigung sie im Herabwachsen einnimmt, während die Plumula sich in derselben Weise nach der aufsteigenden Seite der Achse wendet. Es ist ganz klar, daß unter diesen Umständen die Plumula und das Würzelchen demselben Einflusse unterliegen, der ihre natürliche Stellung bestimmt. Da sie aber wegen der ständigen Drehung nicht senkrecht nach oben und nach unten wachsen können, wenden sie sich in geneigter Richtung aufwärts und abwärts. Nachdem mir dieser Punkt klar geworden war, wollte ich sehen, was eintreten würde, wenn ich die Achse genau horizontal stellen würde, und ich konnte beobachten, daß Plumula und Würzelchen sich in diesem Falle wie zwei Radien desselben vertikalen Kreises einstellten,

deren Zentrum der Same war. Bei mehrfacher Wiederholung dieses Versuches sah ich, wie die Organe des Samens sich stets in der Richtung desselben Durchmessers sich einstellten, und daß also die Plumula nach einem bestimmten Punkte der Peripherie gerichtet war, während die Wurzel sich stets gegen den entgegengesetzten Punkt desselben Kreises wandte. Ich suchte lange Zeit ohne Erfolg nach der Ursache dieser besonderen Richtung und fand sie endlich, indem ich Keimlinge beobachtete, die einer sehr langsamen Rotation unterworfen waren. Ich hatte zwei Glasballons, die wie gewöhnlich keimende Wickensamen enthielten, auf der Peripherie eines Rades von 20 cm Durchmesser, das 30 Umdrehungen in der Stunde machte, befestigt. Ein anderer derartiger Ballon war genau in der Mitte des Rades befestigt, dessen Achse genau horizontal stand. Die Würzelchen nahmen in diesen drei Ballons genau dieselbe Richtung ein, d. h. waren in parallelen Linien gerichtet. Die Plumulae nahmen im allgemeinen eine den Wurzeln entgegengesetzte Stellung ein. Auf diese Weise hatten die Samen im Zentrum des Rades ihre Wurzeln in der Richtung einer Speiche eingestellt, während die an der Peripherie befestigten parallel dazu in derselben Richtung standen. Die Überlegungen, die ich über diese Erscheinung anstellte, führten mich zu der Anschauung, daß der Gang des Rades nicht ganz gleichmäßig war, d. h. daß ein Punkt des Rades während einer halben Drehung rascher und während der andern halben langsamer sich bewegte. Da jede Umdrehung zwei Minuten erforderte, war es leicht, ihre einzelnen Teile zu messen und zu vergleichen, mit Hilfe eines Pendels, das halbe Sekunden angab. Ich fand auf diese Weise meinen Verdacht bestätigt; die Rotation des Rades ging nicht in gleichmäßiger Weise vor sich. Der Teil seiner Peripherie, an dem die Ungleichförmigkeit der Bewegung am merklichsten war, durchlief eine seiner halben Drehungen, von einem bestimmten Punkte an beobachtet, in 66 Sekunden, und die andere in 54, so daß die Zeiten dieser beiden halben Drehungen sich wie 11 zu 9 verhielten. Nun standen die Organe der Keimlinge alle senkrecht zu dem Durchmesser des Rades, das infolge der Ungleichmäßigkeit der Rotation dem Einflusse der Schwerkraft am längsten auf der einen Seite und am kürzesten auf der andern ausgesetzt blieb. Die Wurzeln richteten sich senkrecht nach der am längsten endwärts gewandten Seite, die Sprosse senkrecht nach der entgegengesetzten, so daß in diesem Falle die Organe des Keimlings

dem Einflusse der Schwerkraft infolge der ungleichmäßigen Bewegung nur ungenügend entzogen waren. Diese Ungleichförmigkeit der Bewegung rührte von einem Konstruktionsfehler des Uhrwerkes her, das ein Schlosser, der drehbare Bratspieße herstellte, gebaut hatte. Trotz aller Versuche, die ich anstellte, war es mir unmöglich, eine völlig gleichmäßige Bewegung zu erhalten; dagegen war es leicht, die Bewegung meiner Räder noch ungleichmäßiger zu gestalten, indem ich die beiden Enden desselben Durchmessers mit Glasgefäßen verschiedenen Gewichtes belastete, so daß aber die Rotationsbewegung doch nicht durch eine allzustarke Ungleichmäßigkeit des Gewichtes aufgehalten wurde. Ich habe auf diese Weise die Ergebnisse des vorigen Versuches völlig bestätigt gefunden. Während der schwerere Ballon seine halbe Drehung nach aufwärts durchlief, verminderte sein Gewichtsüberschuß seine Bewegungskraft und vergrößerte so die Bewegung: durchlief umgekehrt dieser selbe Ballon seine halbe Drehung nach abwärts, so summierte sich sein Gewichtsüberschuß zu der bewegenden Kraft und beschleunigte die Drehung. Daraus folgte, daß der Durchmesser, auf dem die beiden Gefäße befestigt waren, seine beiden Flanken ungleich lange endwärts richtete, als zum Beispiel der schwerere Ballon auf dem niedrigsten Punkte seiner Umdrehung angelangt war, begann er seine aufsteigende Umdrehung nur langsam anszuführen, und der Durchmesser, auf dem er befestigt war, richtete die eine seiner Seiten lange Zeit hindurch erdwärts, und zwar nacheinander unter allen möglichen Neigungswinkeln, bis der schwerere Ballon den obersten Punkt seiner Umdrehung erreicht hatte. Von diesem Augenblicke ab durchlief der Ballon rasch seine abwärts gerichtete Umdrehung, und der Durchmesser, auf dem er befestigt war, bot während kurzer Zeit unter allen möglichen Winkeln seine andere Flanke der Schwerkraftswirkung dar. Es folgte daraus, daß diese beiden entgegengesetzten Flanken des in Rede stehenden Durchmessers während ungleicher Zeiten erdwärts gerichtet waren, und daß infolgedessen die Schwerkraft auf die Keimlinge mit einer dieser Zeitdifferenz proportionalen Stärke wirken mußte. Die Richtung der Organe des Keimlings mußte in diesem Falle die Mittellinie zwischen allen Neigungen sein, unter denen die Seite des Durchmessers sich erdwärts wandte, d. h. jene mußten senkrecht auf dem Durchmesser stehen, von dem die Rede ist; und das hat der Versuch auch bewiesen. So sah man, während das schwerere Glasgefäß seine aufsteigende Bewegung ausführte, in dem Augenblicke, wo

der Durchmesser, auf dem er befestigt war, horizontal stand, die Wurzeln alle senkrecht abwärts und die Plumnlae alle senkrecht aufwärts gerichtet. Es gab also nur eine Richtung für alle Keimlinge, die auf dem Rade befestigt waren, sei es in dessen Mitte, sei es auf der Peripherie. So enthüllte sich mir die Ursache der Richtung in einem Kreise parallel den beiden Radien eines Durchmessers, den die Organe eines Keimlings annahmen, wenn die Samen um sich selbst als Mittelpunkt rotierten, und die Achse genau horizontal stand. Es war mir unmöglich, diese Ursache wahrzunehmen, solange ich mit rascher Rotation arbeitete, die keine Messung der halben Umdrehungsgeschwindigkeit erlaubte und nicht einmal die Vermutung der Ungleichmäßigkeit aufkommen ließ; auch hat mich die Untersuchung dieser Erscheinung zu Irrtümern verleitet, die ich hier zu berichtigen mich beeile. Ich hatte wahrzunehmen geglaubt, daß die Stöße die Ursache der besonderen Richtung waren, deren wirkliche Ursache ich eben auseinandergesetzt habe. Ich setzte daher keimende Samen bei gleichmäßiger horizontaler Drehung um die eigene Achse mit Hilfe einer besonderen Vorrichtung regelmäßigen Erschütterungen aus, die immer in dem gleichen Sinne erfolgten. Ich sah, wie die Würzelchen und Plumulae der im Apparate enthaltenen Samen konstante Richtungen in augenscheinlicher Beziehung zur Richtung der Stöße annehmen, und zögerte nicht, zu schließen, daß die durch die Stöße aufgezwungene Bewegung einen bestimmten Einfluß auf die Richtung der Organe ausübte, die durch Umdrehung der Einwirkung der Schwere entzogen waren. Erst viel später bemerkte ich meinen Irrtum. Die besondere Richtung der Organe des Keimlings rührte bei diesem Versuche nur von einer Ungleichmäßigkeit der Bewegung her, die durch den Stoßmechanismus veranlaßt wurde und stets in gleichem Sinne wirkend die gleiche Wirkung erzeugte. Das Experiment ist Täuschungen unterworfen, wie die Sinne Einbildungen, und manchmal ist es schwer, sich ihnen zu entziehen.

Man ersieht aus den Versuchen, über die ich eben berichtet habe, daß bei langsamer Rotation die Keimlinge aufhören, ihre Würzelchen nach der Peripherie und ihren Sproß nach dem Zentrum zu richten. Es schien mir von Bedeutung, den Grad der Rotationsgeschwindigkeit festzustellen, bei dem dieses Richtungsbestreben aufhört. Die Versuche, die ich über diesen Gegenstand angestellt habe, haben nichts bestimmtes ergeben. Zunächst, weil ich nicht mit allen Rotationsgeschwindigkeiten

Versuche machen konnte. Dann aber infolge der mangelhaften Konstruktion meines Uhrwerkes. Die langsamste Bewegung, die ich mit meinem obersten Rade erhalten konnte, betrug 15 Umdrehungen in der Minute. Die Samen, die dieser Rotation mit 10 cm Radius unterworfen wurden, richteten ihre Wurzeln nach der Peripherie und ihre Plumula nach dem Zentrum. Die Samen durchliefen dabei 9,4 m in der Minute. Die größte Geschwindigkeit des nächstfolgenden Rades betrug 4 Umdrehungen in der Minute. Ich unterwarf Samen der Rotation bei einem Radius von 50 cm. Hier durchliefen die Samen 12,40 m in der Minute. Die Bewegung war also schneller als im vorigen Versuche; und doch wandte sich die Wurzel nicht nach der Peripherie und die Plumula nach dem Zentrum. Die beiden Organe stellten sich parallel zur Rotationsachse, die leicht geneigt war. Das Würzelchen wuchs abwärts, die Plumula nach aufwärts. Dieses Resultat ist, wie man sieht, ähnlich dem, das ich bei der Rotation der Samen um ihre eigene Achse erhalten hatte. Ich wiederholte den Versuch bei horizontaler Stellung der Achse. Da nahmen die Organe die Stellung ein, die durch die ungleiche Rotationsgeschwindigkeit bedingt war, das heißt alle Plumulae und Wurzeln stellten sich in einer Ebene senkrecht zu einem Durchmesser ein. Bei dem in Rede stehenden Rade war es mir unmöglich, diese Ungleichheit der Bewegung auszugleichen, so daß ich die Geschwindigkeit, bei der die Wurzel sich nach der Peripherie und der Sproß sich nach dem Zentrum zu richten aufhört, nicht genau angeben kann. Immerhin könnten diese Versuche zu der Ansicht führen, daß die Richtung der Plumula nach dem Zentrum und der Wurzel nach der Peripherie eher durch die Zahl der Umdrehungen in gegebener Zeit als durch den in der Zeiteinheit durchlaufenen Weg bedingt wurden. Wir haben ja eben gesehen, daß Samen, die bei 4 Umdrehungen in der Minute ungefähr 12 m durchliefen, ihre Wurzeln nicht nach der Peripherie und ihre Plumulae nicht nach dem Zentrum richten, während dies der Fall war bei Samen, die bei 15 Umdrehungen in der Minute nur 9 m durchlaufen. Hierzu muß ich aber eine wichtige Bemerkung machen. Das Rad, das nur 4 Umdrehungen in der Minute machte, empfing Stöße durch das Eingreifen der Nasen in die Zähne. So war also die Rotation keine stetige, es war vielmehr eine Kreisbewegung, die in Absätzen ausgeführt wurde. Man begreift leicht, daß unter diesen Umständen keine Zentrifugalkraft vorhanden sein konnte. Diese ist in

merklichem Maße nur bei einer kontinuierlichen Kreisbewegung vorhanden. Dieser Übelstand war aber bei dem nächsten Rade meines Uhrwerkes nicht vorhanden, das ich 15—40 Umdrehungen in der Minute machen lassen konnte, bei einem Radius von 5 cm aufwärts. Ich entfernte seine Verzahnung mit dem Flügel. Die Glasgefäße, die auf ihrem Rade mit großem Radius befestigt waren, dienten dabei als Regulatoren für die Rotationsbewegung, die dann völlig gleichmäßig ohne Stöße verlief. Begreiflicherweise hinderte unter solchen Umständen nichts die Entwicklung der Zentrifugalkraft, und das erklärt den oben erwähnten Unterschied.

Ist die Rotationsbewegung langsam, und die Zentrifugalkraft infolgedessen fähig, die Organe des Keimlings zu richten, so unterliegen diese dem Einflusse der Schwerkraft, bald durch Einstellung parallel zur Achse, wenn diese gegen den Horizont geneigt ist, bald in der durch die Ungleichförmigkeit der Rotation bedingten Richtung. Findet die langsame Rotation bei geneigter Achse statt, und ist sie dabei ungleichmäßig, so nehmen die Organe des Keimlings verschiedene Stellungen ein. Bald sieht man z. B. alle Würzelchen in derselben Richtung, die eine Resultante der drei einwirkenden Kräfte ist, bald sieht man wie jede Wurzel für sich dem ausschließlichen Einfluß einer dieser Kräfte unterliegt, ohne daß man angeben könnte, wie die verschiedenartige Reaktion bei dem gleichen Ursachenkomplex zustande kommt. Die Plumulae verhalten sich in dieser Hinsicht noch ungleichmäßiger als die Wurzeln. Selten nimmt unter solchen Umständen die Plumula genau die entgegensetzte Richtung ein, wie die Wurzel. Oft scheint sie ganz ziellos zu wachsen, manchmal richtet sie sich sogar in dem gleichen Sinne wie die Wurzel. Das kann man besonders dann beobachten, wenn bei langsamer Rotation und horizontaler Achse die Organe des Keimlings ausschließlich dem Einflusse einer leicht unregelmäßigen Rotationsgeschwindigkeit unterliegen.

Die beiden Organe des Keimlings sind in ihrer Richtung voneinander völlig unabhängig. Man kann eines von beiden entfernen, ohne daß deshalb das andere aufhörte, die ihm zukommende Richtung einzunehmen. Diese besondere Richtung kommt nur der Achse der Pflanze zu, die durch die geradlinige Vereinigung von Plumula und Würzelchen gebildet wird. Ich habe in der Tat gesehen, daß die seitlich an der Hauptwurzel entstehenden Nebenwurzeln gar nicht oder fast gar

nicht nnter dem Einflusse der Kräfte standen, die die Richtung der ersteren bedingen. Auch richten sie sich nicht wie jene gegen die Peripherie, wenn sie einer raschen Rotation unterworfen werden. Die Richtung der Seitenwurzeln zeigt gewöhnlich eine Neigung zur senkrechten Lage auf der Hauptwurzel. Diese Beobachtung stimmt mit denen überein, über die ich im vorhergehenden Abschnitte berichtet habe: Beobachtungen, die beweisen, daß die Pflanzenorgane eine Neigung zu senkrechter Stellung auf ihrer Unterlage haben. Das lehrt uns, warum die Seitenwurzeln vieler Pflanzen, statt in die Erde hineinzuwachsen, horizontal in geringer Entfernung von der Oberfläche kriechen.

Das Verfahren, mittels dessen ich meine Versuche anstellte, erlaubte mir nicht die Wiederholnng eines sehr merkwürdigen Versuches von *Knight*. Dieser Beobachter hatte Bohnen auf der Peripherie eines Rades von 11 Zoll Durchmesser befestigt, das durch Wasserkraft bewegt wurde, und beobachtete die Entwicklung der Sprosse, die bei der Verlängerung das Rotationszentrum erreichten. Er band sie sorgfältig an den Speichen des Rades fest. Ohne diese Vorsichtsmaßregel waren sie, schlank nnd zerbrechlich wie sie waren, zerbrochen oder durch das Gewicht aus ihrer Richtung abgeleitet worden. Als durch ihren fortgesetzten Zuwachs diese Zweige ein wenig über das Rotationszentrum hinausgewachsen waren, krümmten sie sich wieder nach ihm zurück, als nach dem einzigen Ziele ihres Richtungsbestrebens. Wenn ich diesen Versuch nicht wiederholen konnte, so habe ich dagegen mehrere andere gemacht, die *Knight* mit seinem Apparate nicht anstellen konnte. Ich wollte sehen, ob die Blätter imstande sind, eine bestimmte Richtnng nnter dem Einflusse rascher Rotation anzunehmen. Dieser Versuch war mit meinem Apparate leicht zu machen. Es war nur notwendig, beblätterte Sprosse in Glasgefäßen anzubringen, und sie darin ordentlich zu befestigen, und die Gefäße einer raschen Rotation zu unterwerfen. Ich führte in ein solches Gefäß ein mit vier Blättern besetztes Sproßstück von Convolvulus arvensis ein. Zu diesem Zwecke suchte ich möglichst kleine Blätter aus, um ein Glasgefäß von mittlerer Größe anwenden zu können, und so eine hohe Rotationsgeschwindigkeit zu benutzen, was bei großen Gefäßen infolge ihres Gewichtes unmöglich gewesen wäre. Der schlanke und biegsame Stengel von Convolvulus war mit Hilfe eines Fadens an einem dünnen Eisenstabe festgebunden. Diesen

befestigte ich mit beiden Enden in den Öffnungen des Glasgefäßes, in das ich nur 1—2 Löffel Wasser einführte. Ein zweites Gefäß wurde ebenso hergerichtet, und ich befestigte die beiden Gefäße an den beiden Enden eines Durchmessers auf einem Rade von 50 cm Radius, das 40 Umdrehungen in der Minute machte. Die Stengel der Pflanzen standen senkrecht zu der Achse des Rades, so daß sie während der Rotation stets in horizontaler Lage verblieben. So berührten sie das Wasser nicht, das stets die tiefstliegende Stelle des Ballons einnahm. Die Blätter berührten es auch nicht, waren aber vom Wasserdampfe, der sich im Innern des luftdicht verschlossenen Gefäßes bildete, umgeben, und das genügte, sie lebensfrisch zu erhalten. Die Blätter, die ganz ohne absichtliche Stellung befestigt worden waren, nehmen verschiedene Stellungen zur Rotationsebene ein. Nach Verlauf von 18 Stunden hatten alle Blätter ihre Oberseite dem Rotationszentrum zugewendet, so daß ihre Unterseite nach der Peripherie hingerichtet war. Diese Wendung war durch Torsion oder Krümmung des Blattstieles erfolgt. Ich wiederholte diesen Versuch mit der Erdbeere (Fragaria vesca) und mit dem Veilchen (Viola odorata). Ich wählte dazu die kleinsten Blätter, die ich finden konnte, und ließ an jedem Stocke, dem ich die Wurzel belassen hatte, nur zwei Blätter stehen. Die Wurzel band ich mit einem Faden an den Eisenstab an, den ich wie im vorigen Versuch ein dem Glasgefäße anbrachte. Nach 24stündiger Rotation bei sehr warmem Wetter hatten alle Blätter ihre Oberseite nach dem Zentrum und folglich ihre Unterseite nach der Peripherie hingewandt. Ich beobachtete hier eine Erscheinung, die bei dem früheren Versuche nicht vorkam, daß nämlich die Blätter durch Krümmung des Blattstieles bei dem Richtungsbestreben seiner Spitzen dem Zentrum sich genähert hatten. Diese Erscheinung, die durchaus nur ein Lebensphänomen ist, läuft den gewöhnlichen Bewegungsgesetzen durchaus zuwider. Denn wenn man der gleichen Bewegung einen Körper vom Gewichte des Blattstieles an einem Faden befestigt, unterwerfen wollte, müßte es sich infolge der Zentrifugalkraft nach der Peripherie hinbewegen. Es folgt aus diesen Versuchen, daß die entgegengesetzten Seiten der Blätter entgegengesetzte Lebenseigenschaften haben, sowie etwa die Keimwurzel und der Keimsproß. Die Oberseite der Blätter besitzt die Eigenschaften der Plumula und wendet sich wie sie nach dem Zentrum, die Unterseite dagegen weist die der Wurzel auf und wendet sich nach der Peri-

pherie. So gehorcht die Blattunterseite wie die Wurzel der Beschleunigung oder dem Bewegungsbestreben, dem sie unterliegt, die Blattoberseite wie die Plumula reagiert dagegen. Daraus erklärt sich auch, warum die Blattoberseite meist nach dem Lichte hingewandt ist, d. h. in einer Richtung, die der Bewegung gerade entgegengesetzt ist, die Blattunterseite von dem Lichte weg, d. h. in der Bewegungsrichtung dieser Kraft. Also: die Unterseite folgt der Bewegung, die Oberseite reagiert gegen sie. Wenn die Blätter sich auch in tiefster Dunkelheit umwenden, so rührt das augenscheinlich daher, daß die Blätter auch mit der unbekannten Ursache der Gravitation in Beziehung stehen, deren abwärts gerichtete Kraft ein Folgen der Unterseite und eine Reaktion der Oberseite veranlaßt. So kann man als allgemeingültigen Satz aussprechen, daß die Bewegung oder das Bewegungsbestreben in einer Richtung die entgegengesetzte Stellung von Wurzel und Sproß, und Blattober- und -unterseite bewirkt. Es ist die Gravitation, die gerade nach dem Erdzentrum hingerichtete Kraft, die das Ansteigen der Sprosse und das Abwärtswachsen der Wurzeln bewirkt. Die geradlinige Bewegung des Lichtes läßt die Richtung der Stengel, der Blattoberseite und der Blüten gegen die Lichtquelle hinwenden und bewirkt gleichzeitig die Abwendung der Blätter- und Blütenunterseite und auch die des Mistelwürzelchens.

Im vorigen Abschnitte habe ich gezeigt, daß die Blütenblätter sich genau so verhalten wie die Laubblätter. Bei der besonderen Einstellung, die sie annehmen, richtet sich stets die stärker gefärbte Seite nach dem Lichte hin. Ich habe gezeigt, daß wenn manche Blüten regelmäßig ihre Oberseite nach unten wenden, das meist nicht an der Schwäche des Stengels, der sich etwa unter der Last der Blüte abwärts krümmen würde, liegt, sondern an einem besonderen abwärts gerichteten Bestreben der Blüteninnenseite. Um mich von der Richtigkeit dieser Ansicht zu überzeugen, habe ich Blütensprosse des Borretsch in Gläser eingeschlossen und der Rotation unterworfen. Bekanntlich richten die Blüten dieser Pflanze ihre Innenseite stets nach unten. Nun läßt aber die außerordentliche Leichtigkeit der Blüte die Ansicht zu, daß der Blütenstiel sich unter ihrer Last krümmt. In dem fraglichen Versuche fanden 36 Umdrehungen in der Minute bei einem Radius von 32 cm statt. Nach einer Rotation von 16 Stunden hatten alle Blüten ihre Innenseite nach der Peripherie hinge-

wandt, und zwar durch Torsion oder Krümmung ihrer Stiele. Dieser Versuch zeigte mir, daß die Abwärtsrichtung der Blüteninnenseite beim Borretsch auf einem besonderen Richtungsbestreben beruht, ähnlich wie bei der Wurzel und der Unterseite der Blätter. Doch ist diese innere Seite der Blumenkrone nicht schwächer gefärbt als die entgegengesetzte. Ich schreibe daher die Abwärtsrichtung dem Besitze eines farblosen Nektariums (Phycostem nach *Turpin*) zu. Dieses Organ ist farblos wie eine Wurzel und nimmt deshalb eine ähnliche Richtung an. So bestimmt es die Richtung der Blumenkrone nach unten, unter natürlichen Bedingungen nach der Peripherie im vorigen Versuche.

Ich habe oben durch entscheidende Versuche gezeigt, daß die Stellung der Keimlingsorgane durch Eigenbewegung bewirkt wird, ebenso wie die Umkehrung der Blätter. Ich habe gezeigt, daß diese Eigenbewegungen unter dem Einflusse gewisser äußerer Kräfte auf die Nervimotilität der Pflanzen ausgeführt werden. Nun sehen wir, daß unter dem Einflusse derselben nervimotorischen Kraft Wurzeln und Stengel sich in genau entgegengesetztem Sinne richten; diese beiden Organe, die durch ihre Stellung einander entgegengesetzt sind, besitzen eine Nervimotilität, die ihrer ganzen Natur nach, oder wenigstens in einigen Punkten, entgegengesetzt ist, da doch sie in einem Falle die Neigung herbeiführt, der nervimotorischen Kraft zu folgen, im andern sich ihr entgegen richten. Es gibt also eine Nervimotilität, die das Folgen, die andere, die das Reagieren bewirkt. Da diese beiden Arten sich an genau entgegengesetzten Organen befinden, müssen wir zugeben, daß hier eine Erscheinung vorliegt, die der Polarität in der Physik völlig entspricht. Die Nervimotilität, oder vielmehr ihre unbekannte Grundlage, besitzt wirklich zwei Pole bei den Pflanzen. Die Wurzeln sind der folgende, die Stengel der reagierende Pol. Dieselben Pole sind auf die entgegengesetzten Seiten der Blätter verteilt. Der reagierende Pol befindet sich auf der Oberseite, die nach aufwärts dem Lichte zugewandt ist. Der folgende Pol befindet sich auf der abwärts gerichteten Unterseite. Wir haben im vorigen Abschnitte gesehen, daß der Richtungsunterschied dieser Teile, die wir hier als verschiedene Pole betrachten, stets mit einem quantitativen Unterschiede in der Färbung zusammenfällt. Der folgende Pol ist immer schwächer gefärbt, als der reagierende Pol. Bei dem einen sind also gewisse Bedingungen in höherem Maße

vorhanden, als beim andern; das führt mich zu der Ansicht, daß diese sichtbaren quantitativen Unterschiede mit ähnlichen, d. h. quantitativen Unterschieden in den Bedingungen der Nervimotilität zusammenfallen.

V. Beobachtungen über die feinere Struktur des Nerven- und Muskelsystems und den Mechanismus der Kontraktion bei den Tieren[6]).

Das Studium der Pflanzenphysiologie ist fast vollständig von den Forschern, die sich mit der Wissenschaft von den Tieren befassen, vernachlässigt worden, und sehr selten beschäftigen sich die Botaniker mit tierischer Physiologie. Die allgemeine Wissenschaft vom Leben kann bei dieser Sonderung jener beiden Wissenschaften, die in Wirklichkeit eine bilden, nur verlieren, weil diese sich gegenseitig in hohem Maße Aufklärung und Hilfe geben müssen; denn es gibt Probleme der tierischen Physiologie, die nur durch das Studium der Pflanzen gelöst werden können, und ebenso sind in der Organisation der Pflanzen Geheimnisse vorhanden, die nur durch die vergleichende Untersuchung des Baues der Tiere zu entschleiern sind. Wir haben uns von dieser Wahrheit schon überzeugen können, als wir die Anatomie der Sinnpflanze studierten. Ohne Hilfe der tierischen mikroskopischen Anatomie würde uns die Bedeutung der Organe, die wir als Nervenorgane jener Pflanze erkannt haben, völlig rätselhaft erscheinen. Jetzt wollen wir unsere Untersuchung auf die Erscheinungen der tierischen Reizbarkeit richten; wir werden bei dieser Arbeit eine mächtige Hilfe in den Kenntnissen besitzen, die wir vorher betreffs der pflanzlichen Reizbarkeit erlangt haben. Aber bevor wir an dieses Studium gehen, ist es unbedingt notwendig, uns über den feineren Bau des Nerven- und Muskelsystems Aufklärung zu verschaffen. Das Nervensystem der Tiere besteht bei mikroskopischer Betrachtung aus einer Anhäufung von kugeligen Teilchen. Dieser Bau ist schon lange durch die Untersuchungen von *Leuwenhoeck*, *Prochaska* und *Fontana* bekannt, ferner auch durch die Untersuchungen von Sir *Everard Home*, von *Bauer*, von den Brüdern *Wenzel* und schließlich auch durch die Studien von *Milne Edwards*. Diese kugeligen Körperchen scheinen Zellen von außerordentlich geringer Größe zu sein, die eine Mark- oder Nervensubstanz

enthalten, die unter den Einflüssen von Hitze und von Säuren gerinnt. Diese Ansicht ist von Sir *Everard Home**), der sie seinerseits von *Joseph* und *Karl Wenzel***) übernahm. Man kann nicht umhin, sie als richtig anzuerkennen, wenn man nur einen Blick auf den anatomischen Bau des Gasteropodengehirns geworfen hat.

Das Gehirn der Gasteropoden besteht bekanntlich aus zwei Halbkugeln, aus zwei Hemisphären, wenn anders man diesen Namen auf die beiden Teile anwenden will, aus denen sich jenes symmetrische Organ zusammensetzt. Von diesen beiden Hemisphären gehen zwei Nervenstränge aus, die um den Ösophagus herumfassen und sich vereinigen, um das eine Ganglion zu bilden. Das Gehirn ist von einer faserigen Membran umgeben, die man mit der Spitze einer Nadel und einer sehr feinen Pinzette abnehmen kann; man erhält so den pulpösen Kern, der das Zentrum der Hemisphären einnimmt. Diese Operation ist sehr schwierig und kann nur an den großen Arten ausgeführt werden; deshalb habe ich auch nur an Helix pomatia und Limax Rufus diese Beobachtungen angestellt. Die beiden kleinen pulpösen Kerne, die den wesentlichen Bestandteil des Gehirns dieser Mollusken bilden, kann man in einem Wassertropfen der mikroskopischen Untersuchung unterwerfen. Nur in dieser Flüssigkeit kann man die Untersuchungen organischer Gewebe ausführen, und so habe ich auch die meisten meiner mikroskopischen Beobachtungen ausgeführt; ich muß außerdem die Forscher, die meine Untersuchungen zu wiederholen wünschen, darauf aufmerksam machen, daß sie nicht das zusammengesetzte, sondern das einfache Mikroskop anwenden mögen, weil nur dieses allein ein klares und deutliches Bild zu geben imstande ist. Diese Überlegenheit des einfachen Mikroskops über das beste zusammengesetzte ist ja seit langem bekannt, aber ich habe doch nicht geglaubt, daß sie so bedeutend sei, wie es in der Tat der Fall ist. Linsen von einer bis drei Linien Brennweite genügen für weitaus die meisten Beobachtungen, von denen jetzt die Rede sein soll, und auf die ich nach dieser Abschweifung wieder kommen will. Der kleine pulpöse Kern, aus dem jede Gehirnhemisphäre besteht, ist bei Limax Rufus und Helia pomatia aus angehäuften kugeligen Zellen zusammengesetzt, auf deren

*) Philosophical Transactions 1818.

**) De penitiore structura cerebri hominis et brutorum.

Wänden eine große Anzahl kugeliger und eiförmiger Körper sitzt, wie ich sie in Figur 20 ausgeführt habe.

Diese kugeligen Körperchen sind sehr kenntlich kleine Zellen, die von einer Mark- oder Nervensubstanz erfüllt sind, die fast durchsichtig, deutlich weiß gefärbt ist. Die kugeligen Zellen, auf deren Wänden diese Körperchen sitzen, enthalten gleichfalls Nervenmarksubstanz, die, soweit man nach dem mikroskopischen Bilde urteilen kann, von grauer Farbe und halb durchsichtig ist. Es entsprechen diese beiden Nervensubstanzen der grauen und der weißen Substanz im Gehirne der Wirbeltiere. Das Besondere in diesem Falle besteht nur in der wechselseitigen Lage dieser Teile zueinander. Die graue Substanz ist in großen kugeligen Zellen enthalten, die weiße in kleinen, die gleichfalls kugelig sind und auf den Wänden der großen Zellen sitzen, an denen sie nur ganz schwach haften: sie lösen sich mit Leichtigkeit von ihnen los. Diese Beobachtung zeigt uns, daß die Nervenkörperchen, aus denen das Gehirn und im allgemeinen das Nervensystem der Tiere besteht, nichts anderes sind als Zellen, die die eigentliche Nervensubstanz enthalten. Diese Zellen hängen mit andern Zellen zusammen, ohne eine bemerkbare Zwischensubstanz, wie eine solche die Brüder *Wenzel* bei den Bläschen, aus denen das Gehirn der Wirbeltiere zusammengesetzt ist, annahmen.

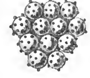


Fig. 20.

Die Nerven von Helix pomatia und Grisea besitzen einen dichten Zellenmantel, der halb durchsichtig ist. Die Zellen, aus denen dieser Mantel zusammengesetzt ist, hängen mit andern zusammen, sind kugelig und enthalten eine farblose, durchsichtige Flüssigkeit. Die Wände dieser Zellen enthalten gleichfalls durchsichtige Körperchen, wie Fig. 21 zeigt. Dieser Bau ist in bezug auf die äußere Form ganz ähnlich dem, den wir beim Gehirne gefunden haben (Fig. 21), der Unterschied besteht im wesentlichen in dem Aussehen und in der Zusammensetzung des Zelleninhalts. In der Mitte des Kanals, den diese Zellenhüllen bilden, liegt der eigentliche Nerv, der in Fig. 21 bei *b* dargestellt ist. Dieses Gewebe besteht aus einer

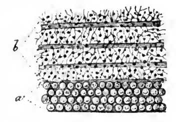


Fig. 21.

sehr großen Anzahl von Nervenkörperchen von außerordentlicher Kleinheit, die an zwei Arten Fasern sitzen, von denen die einen, die stärkeren, längs verlaufen, während die andern, von wunderbarer Zartheit, in den Zwischenräumen der ersteren liegen. Ich habe gesehen, daß nur der Nerv b in das Innere der Organe eintritt, in denen er sich ausbreitet; die Zellenhülle a setzt sich in einer entsprechenden Hülle fort, die alle Organe umgibt.

Beim Frosch sind die Nerven aus durchsichtigen Nervenkörperchen zusammengesetzt, die an gleichfalls durchsichtigen Nervenfasern haften. Um das zu beobachten, muß man mit der Spitze einer Nadel den Nerv in so feine Fasern zerteilen, wie irgend möglich. Fig. 22 stellt eine einzelne dieser Fasern bei Vergrößerung dar. Diese Fasern scheinen Röhren zu sein, die von durchsichtiger Flüssigkeit erfüllt sind. Die Nervenkörperchen haften an ihrer Oberfläche. Meistens sieht man deutlich die Nervenkörperchen, die an der Oberfläche haften, weil sie ein wenig vorspringen und so die Beobachtung erleichtern. Die Körperchen, die auf der Mitte der Faser sitzen, sind sehr schwer zu sehen, weil ihre Durchsichtigkeit nicht gestattet, sie von der Faser, die ja auch durchsichtig ist, zu unterscheiden. *Fontana**) hatte schon angegeben, daß die Nerven aus vielen Zylindern bestehen; *Milne-Edwards* meint, daß diese längsgestreckten Zylinder durch Vereinigung einer Anzahl Elementarfasern (fibres élémentaires) bestehen, die ihrerseits aus reihenweise angeordneten Kugeln gebildet sind. Hier erschweren die mikroskopischen Trugbilder, die Wahrheit zu entdecken. Eines schien immer klar, daß nämlich diese Längszylinder nicht aus Elementarzylindern bestehen, die ihrerseits aus Reihen von Kugeln zusammengesetzt sind, wie *Milne-Edwards* meint, sondern daß es Zylinder sind aus einer durchsichtigen Substanz, deren Oberfläche mit kugeligen Körperchen bedeckt ist, die zum Teil in Reihen liegen und sich berühren, zum Teil voneinander getrennt sind. Da sie die ganze Oberfläche des Zylinders bedecken, gelangt man bei der mikroskopischen Beobachtung leicht zur Ansicht, daß sie am inneren Aufbaue des Zylinders teilnehmen. So scheint es mir also, daß die Nerven des Frosches aus durchsichtigen Zylindern bestehen,

Fig. 22.

*) Traité du venin de la vipère.

die von Nervenkörperchen umgeben sind, und dieser Bau tritt ganz besonders hervor bei den Nerven von Helix pomatia, wie wir ja eben gesehen haben. Hier sind die Fasern ganz deutlich von den umgebenden kugeligen Körperchen zu unterscheiden. Diese Auffassung wird noch ganz besonders gestützt durch den Analogieschluß, der uns zeigt, daß bei den Pflanzen die kugeligen Körperchen die Oberfläche der zylindrischen Röhren bedecken. Wir werden übrigens bei den Tieren noch ein anderes sehr deutliches Beispiel dieser Anordnung kennen lernen, ich trage also kein Bedenken, anzunehmen, daß die Nerven aus zweierlei organischen Bestandteilen bestehen, nämlich den durchsichtigen Zylindern und den kugeligen Körperchen, von denen jene allenthalben umgeben sind.

Das Froschgehirn besteht ganz und gar aus einer Anhäufung von Nervenkörperchen, ähnlich der an den Nerven sitzenden. Selten liegen zwischen den angehäuften Körperchen einelne durchsichtige Fasern. Fig. 23 zeigt uns das innere Gewebe des Froschgehirns. So unterscheidet sich die Gehirnsubstanz dieses Reptils von dem seiner Nerven nur durch verschiedene Verhältnismengen derselben Bestandteile. Die Nervenkörperchen befinden sich reichlich im Gehirne, die Nervenfasern sind darin selten, das Gegenteil findet bei den Nerven statt, in denen die Fasern zahlreich und wohl entwickelt sind, während die Nervenkörperchen hier seltener vorkommen als im Gehirne.

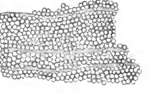


Fig. 23.

Die physiologischen Schlüsse, die man aus den vorhandenen Beobachtungen ziehen kann, sind außerordentlich wichtig; wir sehen nämlich einerseits, daß das Gehirn, ein in hervorragender Weise zur Produktion von Nervenkraft oder Nervimotion geeignetes Organ, auch vorwiegend aus Nervenkörperchen besteht. Wir sehen andererseits, daß die Nerven, die insbesondere die Aufgabe der Leitung der Nervenkraft haben, sich besonders aus Nervenfasern zusammensetzen; das berechtigt uns zu dem Schlusse, daß die Nervenkörperchen die Organe für die Produktion der Nervenkraft sind, die Nervenfasern die Organe für die Leitung der Nervimotion. Wir haben gesehen, daß bei den Pflanzen die Nervimotion mit Hilfe der Saftflüssigkeit geleitet wird; das kann uns zu dem Schlusse führen, daß die tierischen Nervenfasern mit einer besonderen Flüssigkeit erfüllt

sind, und daß mit Hilfe eben dieser Flüssigkeit die Leitung der Nervimotion stattfindet.

Die Polypen haben bekanntlich keine Nerven, sie bestehen aus einer scheinbar homogenen Substanz; da sie aber durch Bewegungen erkennen lassen, daß sie den Einflüssen äußerer Kräfte unterliegen, muß man annehmen, daß sie Nervenorgane besitzen. Tatsächlich kann man im Mikroskop in der durchsichtigen und scheinbar homogenen Gallertmasse eine große Menge Granulationen wahrnehmen, die ganz den Nervenkörperchen der übrigen Tiere gleichen und mehr noch denen der Pflanzen. Diese Ähnlichkeit berechtigt zur Annahme von Nervenorganen, die durch das ganze organische Gebilde zerstreut sind.

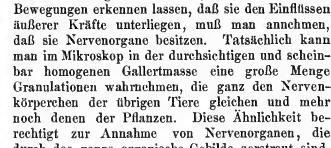
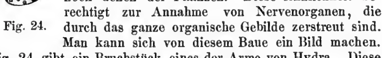


Fig. 24.



Man kann sich von diesem Baue ein Bild machen. Fig. 24 gibt ein Bruchstück eines der Arme von Hydra. Diese Nervenkörperchen sind weit weniger zahlreich und entsprechend größer als bei den Glockentierchen (Vorticella convallaria), sie nehmen ausschließlich den inneren Teil dieser Arme ein, wie aus Fig. 25 ersichtlich ist. Die Muskeln bestehen bei den Wirbeltieren, bei den Krustern und den Insekten aus Fasern oder zylindrischen Fäden, die man im besonderen als Muskelfasern bezeichnet. Diese Fasern besitzen, wie allgemein bekannt ist, die Fähigkeit, sich zu kontrahieren, d. h. sich im Sinne ihrer Längsstreckung zu verkürzen, indem sie sich transversal falten und dicker werden, als im Zustande der Erschlaffung. Die außerordentliche Kleinheit der Muskelfasern erschwert die Beobachtung ihrer feineren Struktur in hohem Maße. *Leuwenhoeck**) hat versucht, diese Struktur bei

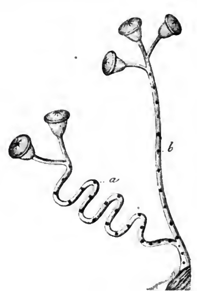


Fig. 25.

*) Transaction philosophique, 1764.

verschiedenen Vierfüßlern, bei Fischen und einigen Krustern zu untersuchen. Das einzige Ergebnis seiner Untersuchung ist, daß die Muskelfaser aus einer großen Anzahl kleinerer Fasern besteht, die aus einer gemeinsamen Hülle zu einem Bündel vereinigt sind. In den ersten Arbeiten, die er über diesen Gegenstand veröffentlichte, behauptet er, daß die Muskelfaser aus Kügelchen zusammengesetzt ist. Aber einige Jahre später kam er auf diese Angabe zurück und erklärte sie für einen Irrtum, doch gab *Hook* an, diese Kügelchen in den Muskelfasern der Krebse und Krabben beobachtet zu haben. Er betrachtet jede Faser als aus perlenschnurartigen Fäden zusammengesetzt. *Leuwenhoeck*, der uns diese Beobachtungen mitteilte, wiederholte sie und blieb bei seiner Behauptung, daß diese Kugeln nichts anderes seien, als transversale Falten auf den Fasern, und daß das Aussehen von kleinen Kugeln durch die verschiedene Brechung des Lichtes in diesen mehr oder minder erhöhten Falten verursacht werde*). Bei dieser Gelegenheit hat *Leuwenhoeck*, trotz seines großen Talentes für mikroskopische Untersuchungen, eine Wahrheit verkannt, die er anfangs erfaßt hatte. Die Beobachtungen von Sir *Everard Home***) lassen nämlich in dieser Hinsicht keine Zweifel mehr bestehen. Diese Beobachtungen, die wir *Bauer* verdanken, und die an Muskelfasern des menschlichen Magens angestellt sind, und an denen des Kaninchens, des Schafes und des Lachses, beweisen, daß diese Fasern aus Reihen längs angeordneter Kugeln bestehen, die etwa die Größe der Blutkörperchen haben. Diese Entdeckung hat durch die Untersuchung von *Dumas* und *Prévost****) ihre Bestätigung gefunden, da sie angaben, dieselben Tatsachen bei Säugetieren, Vögeln und Fischen beobachtet zu haben, aber leider teilen sie in dieser Hinsicht keine Einzelheiten mit. Seitdem hat auch *Milne-Edwards* diese Struktur gesehen; hier verweile ich einen Augenblick, um einige Betrachtungen anzustellen. Das Wort »Faser« (fibre) gehört zu denen, die in der Anatomie am meisten gemißbraucht worden sind; man kann damit keine sichere Vorstellung verbinden; im allgemeinen nennt man so alle langgestreckten und zarten Gewebe. Aus dieser Definition sieht man, daß der Ausdruck

---

*) Brief an *Hoeck*, veröffentlicht in der Collection philosophique dieses letzteren.

**) Philosophical transaction 1818.

***) Untersuchungen über das Blut usw.

Faser nichts anderes ist, als ein sozusagen provisorischer Ausdruck, dessen man sich bedient, solange man die wirkliche Natur des so bezeichneten Behelfs nicht kennt. Was man im besonderen Muskelfaser nennt, sind zylindrische Fäden, die in sehr großer Zahl vereinigt die Muskeln bilden, deren Hauptbestandteil sie vorstellen. Die Fasern sind aber keine einfachen Körper, sondern besitzen eine innere Organisation, deren Aufdeckung sehr wichtig ist; das haben die letztgenannten Beobachter versucht, und das Ergebnis ihrer Untersuchungen ist, daß die Muskelfasern aus reihenweis angeordneten kugeligen Körperchen bestehen. Wir sehen also, daß der Ausdruck Muskelfaser von Anatomen zur Bezeichnung sehr verschiedener Dinge angewandt wird, denn offenbar wollen diese Beobachter nicht von der eigentlichen Muskelfaser reden, sondern von den fadenförmigen Organen, die in dem Innern dieser Fasern zu beobachten sind, die ich die Elementarmuskelfaser (fibres musculaires constituantes) nennen möchte. Ich glaube also, um in diese Frage wieder Ordnung und Klarheit zu bringen, den Namen Muskelfaser nur auf die fadenförmigen Organe anzuwenden, die die Muskeln unmittelbar zusammensetzen, und die kleineren Organe, die im Innern der Muskelfasern zu sehen sind, und an denen man keine Struktur erkennen kann, als Muskelfibrillen zu bezeichnen. Schließlich schlage ich vor, die fadenförmigen Ansammlungen von kugeligen Körpern, die im Innern der muskulösen Organe zu sehen sind, als gegliederte Muskelkörperchen (corpusculus musculaires articulés) zu bezeichnen.

Bei den Wirbeltieren ist es nicht leicht, den feineren Bau der Muskelfasern zu sehen, leicht dagegen bei einigen tieferen Tieren, z. B. beim Krebs (Astacus fluviatilis Fab.). Um diese Beobachtung auszuführen, muß man die Muskelfasern aus dem Schwanze des Tieres nehmen und sie mit der Nadelspitze in feine Fasern zerzupfen; auf diese Weise wird der innere Bau dieser Fasern deutlich sichtbar, und das Mikroskop läßt erkennen, daß dieses Gewebe aus in Längsrichtung angeordneten durchsichtigen Fibrillen besteht, in deren Zwischenräumen eine große Anzahl durchsichtiger Kügelchen liegt. Diese Kügelchen ähneln in Bau und Anordnung so sehr den Nervenkörperchen, die die Nervenfasern bedecken, daß ich dazu gelangt war, sie mit dem gleichen Namen zu bezeichnen, hätten mich nicht Untersuchungen, von denen ich weiter unten reden will, über die wahre Natur dieser Kügelchen aufgeklärt, die ich als

Muskelkörperchen bezeichnen werde. Diese Kügelchen sind von durchsichtiger Flüssigkeit erfüllt und liegen den Fibrillen, auf deren Oberfläche sie jedoch nicht festzuhaften scheinen, an. Oft sieht man Fibrillen, an denen gar kein Körperchen sitzt. Diese Fibrillen und diese Muskelkörperchen bilden zusammen das Gewebe der Muskelfasern. Dieses Gewebe werde ich fibrillo-korpuskuläres Muskelgewebe (tissu musculaire fibrillo-corpusculaire) bezeichnen.

Die Muskeln bestehen bei Wirbeltieren, bei Krustern und Insekten aus Fasern; nicht aber bei den Mollusken, so weit man wenigstens nach den Gasteropoden urteilen darf. Bei ihnen bestehen die Muskeln keineswegs aus Muskelfasern in dem Sinne, den wir diesem Ausdrucke beigelegt haben, sie bestehen unmittelbar aus fibrillo-korpuskularem Muskelgewebe. Dieser Bau ist bei Helix pomatia leicht zu erkennen; dazu wählt man einen der langgestreckten Muskeln, mit deren Hilfe das Tier sich in seine Zellen zurückzieht. Man legt den Muskel in Wasser und zerteilt ihn mit einer Nadel in feine Fäden, die man der mikroskopischen Beobachtung unterwirft. Da sieht man, daß der Muskelkörper unmittelbar aus durchsichtigen Fibrillen besteht, an deren Oberfläche Muskelkörperchen haften. Fig. 26 stellt diesen Bau dar. Man kann sehr deutlich sehen, daß diese Körperchen nicht mit den Fibrillen verwachsen sind, sie sind sogar sehr leicht von ihnen loszulösen. Diese Beobachtung ist leicht zu machen und läßt uns die Lage der kugeligen Körperchen auf den Fibrillen, die ihrerseits als homogene durchsichtige Körper erscheinen, kaum Zweifel bestehen. Diese Tatsache steht im völligen Einklange mit dem, was ich oben über die Struktur der Nervenfasern gesagt habe: auch jenen betrachte ich als einen zylindrischen durchsichtigen Körper, dessen Oberfläche mit kugeligen Körpern bedeckt ist; ich habe dort bemerkt, daß diese Organisation sogar im Pflanzenreiche zu beobachten ist.

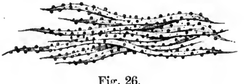


Fig. 26.

Das Herz der Tiere ist ein Organ, dessen innerer Bau im allgemeinen der mikroskopischen Beobachtung am wenigsten Schwierigkeit bereitet. An diesem Organe habe ich meine Beobachtungen angestellt; besonders bei den niederen Tieren

ist die innere Struktur des Herzens leicht zu erkennen. Im allgemeinen findet man dort keine eigentlichen Muskelfasern, sondern nur Fibrillen und Muskelkörperchen. Das Krebsherz z. B. besteht vollständig aus fibrillo-korpuskulärem Muskelgewebe. Hier sind aber die Muskelkörperchen zahlreich, die Fibrillen nicht. Jene, die nur in regelloser Anordnung ohne wechselseitige Lagebeziehung zueinander laufen, sind hier in Längsreihen angeordnet. Auch bilden sie gegliederte Muskelkörperchen (corpuscules musculaires articulés). Diese Anordnung der Muskelkörperchen in geradlinigen Reihen ist von *Prévost* und *Dumas* und *Milne-Edwards* beobachtet worden. Ich halte das Krebsherz für ein Muskelorgan, an denen diese Organisation am leichtesten zu erkennen ist.

Das Froschherz ist gleichfalls aus Muskelfasern zusammengesetzt wie die übrigen Muskeln dieses Reptils. Es besteht unmittelbar aus fibrillo-korpuskulärem Muskelgewebe. Fig. 27 stellt das innere Gewebe des Froschherzens dar. Wie man sieht, besteht es vollständig aus gewundenen, sehr feinen, noch durchsichtigen Fibrillen, in deren Zwischenraum eine große Anzahl Muskelkörperchen zu sehen ist. Die Fibrillen verschwinden vollständig im Herzen der Gasteropoden. Bei Helix pomatia und Limax Rufus besteht nämlich das Herz vollständig aus einer Anhäufung von Muskelkörperchen. Diese Körperchen sind teils in Längsreihen geordnet, teils bilden sie Membranen, in denen keine geradlinigen Anordnungen der Körperchen zu sehen ist; sie liegen völlig regellos durcheinander. Diese Beobachtung lehrt, daß die Existenz von Fibrillen, und vollends die von fadenförmigen Organen, nicht unentbehrlich für die Muskelbewegung, da, wie wir sehen, diese Bewegung von einem Gewebe ausgeführt wird, das aus regellos durcheinander liegenden Muskelkörperchen besteht. Ich nenne dieses Muskelgewebe, in dem keine Fibrillen vorhanden sind, korpuskuläres Muskelgewebe (tissu musculaire corpusculaire). Es scheint, daß die Fibrillen, an denen man keine innere Struktur wahrzunehmen vermag, aus diesem korpuskulären Muskelgewebe bestehen, daß, sei es nun in reihenweiser, sei es in regelloser Anordnung, wegen seiner außerordentlichen Kleinheit, der Untersuchung mit den allerbesten Mikroskopen sich entzieht. Nachdem ich den

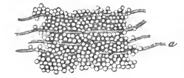


Fig. 27.

inneren Bau des Muskelgewebes untersucht hatte, gab ich mir wiederholt Mühe, den Mechanismus, der ihm eigentümlichen Bewegung, d. h. der Kontraktion aufzudecken. Die Insekten schienen mir für derartige Beobachtungen geeigneter als andere Tiere, weil bei ihnen die Muskelfasern mehrfach vollständig voneinander getrennt sind, z. B. beim Hirschkäfer (Lucanus cervus). Die Muskelfasern sind bei diesen Insekten sehr stark und miteinander nicht durch Bindegewebe verbunden; mit Unrecht hat man behauptet, daß diese Struktur bei Insekten allgemein ist; bei den meisten habe ich vielmehr beobachtet, daß die Muskelfasern untereinander, wie bei den Tieren anderer Klassen, durch Bindegewebe verbunden sind.

Um unter dem Mikroskop die Kontraktion der Muskelfasern eines Hirschkäfers zu beobachten, entfernte ich mit einem Rasiermesser ein Stück des Panzers an einem lebenden Insekte, auf diese Weise hatte ich die Muskeln des Thorax bloßgelegt und konnte die Tätigkeit der Muskelfasern beobachten, die durch die Operation ihre Ansatzstelle nicht verloren hatten. In diesem Versuche konnte ich nur sehen, was schon lange bekannt war, daß nämlich Muskelfasern bei der Kontraktion sozusagen sich in sich selbst zusammenziehen, sie werden dicker als in dem Zustande der Erschlaffung und bedecken sich gleichzeitig mit mehr oder weniger unregelmäßigen Transversalfalten. Fig. 28 zeigt eine dieser Muskelfasern des Hirschkäfers, und zwar bei *a* in dem Zustande der Kontraktion, bei *b* im Zustande der Erschlaffung, man sieht, daß die Falten sehr nahe aneinander liegen und sehr zahlreich sind an dem kontrahierten Teile, deren Dicke die des erschlafften Teiles wesentlich übertrifft. Ich habe diese Beobachtung an den Thoraxmuskeln mehrerer anderer Insekten wiederholt und habe überall gesehen, daß die Muskelfasern sich in derselben Weise verhielten, so war es mir klar, daß



Fig. 28.

die Kontraktionsbewegung der Fasern auf einem inneren Mechanismus beruht, den man an diesem Organ infolge ihrer Undurchsichtigkeit nicht beobachten kann. Ich beschloß also, meine Untersuchung auf muskulöse Organe zu richten, die keine Fasern besitzen, deren Gewebe vielmehr insgesamt innerlich aus eigentlichen Muskelfasern besteht. Wir haben eben gesehen, daß der Bau des Herzens beim Frosche und bei Gasteropoden ein derartiger ist; bei den ersteren besteht das Herz aus Fi-

brillo-korpuskulärem, bei den andern vollständig aus korpuskulärem Muskelgewebe. Aber hier ist die Beobachtung außerordentlich erschwert; man kann mit dem Mikroskop das Gewebe des Herzens nur nach dem Tode untersuchen, da nämlich dieses Organ immer undurchsichtig ist und außerdem sehr dick, daher kann es im lebenden Zustande nicht mikroskopisch untersucht werden. Um das innere Gewebe, an dem die Kontraktion sich abspielt, zu sehen, muß man es, wie ich sagte, in Teilchen von außerordentlicher Kleinheit zerreißen, die schon durch diese Operation absterben. So muß man also darauf verzichten, unter dem Mikroskop die Kontraktion der inneren Gewebe des Muskels im lebenden Zustande zu beobachten. Doch gibt es Mittel, in denen man in dem allerkleinsten Stückchen Muskelgewebe diese Kontraktion hervorrufen kann, die infolgedessen nicht mehr unter dem vitalen Einflusse des Tieres stehen. Bekanntlich rufen z. B. Säuren heftige Kontraktionsbewegungen im Leben, sowie nach dem Tode hervor, ihre styptische Wirkung ist bekannt. Ohne Zweifel ist die Kontraktionsbewegung, die sie in solchen Fällen am lebenden Körper veranlassen, eine Lebenserscheinung; man muß nur noch feststellen, ob die Bewegung, die sie in abgestorbenen Muskelorganen hervorrufen, auch eine Kontraktion ist, und ob der Organismus dieser Kontraktion dem nervitalen ähnlich ist. Zur Lösung dieses Problems habe ich folgende Versuche angestellt: ich nahm einen langen Muskel von Helix pomatia, fixierte ihn an einem seiner Enden mit einer Nadel an einer Wachsplatte, streckte ihn ein wenig, um seine Kontraktion aufzuheben, und fixierte ihn dann, nachdem er so entspannt war, mit seinem andern Ende auf der Wachsplatte, und zwar so, daß ich die Nadel nur so schwach in das Wachs hineinstieß, daß sie bei der mindesten Kraftleistung herausgezogen wurde. Den so fixierten Muskel bedeckte ich mit einer Wasserschicht, der ein Tropfen Salpetersäure hinzugefügt war. Sofort nach diesem Zusatze kontussierte sich der Muskel und ließ die Stecknadel heraus, die an einem seiner Enden schwach befestigt gewesen war. Dieser Versuch zeigte mir, daß die Säuren nach dem Tode im Muskelgewebe eine Kontraktion hervorrufen, die an und für sich von der vitalen Kontraktion nicht verschieden ist, außer durch ihre Ursache. Diese Ähnlichkeit der Muskeltätigkeit unter dem inneren Einflusse einer vitalen Ursache und unter dem äußeren Einflusse der Säuren zeigt sich immer ganz klar in folgendem Versuche: ich legte

einen Muskel aus dem Schenkel eines lebenden Frosches bloß nnd riß einige Fasern mit einer feinen Pinzette heraus, als ich dann diese Fasern in einer Wasserflasche mikroskopisch untersnchte, sah ich, daß sie sich krümmten und zu einem Knäuel ballten, wie es etwa Würmer tun. Diese Bewegung der Fasern war bisweilen recht schnell, manchmal langsam, wenn ich im letzteren Falle dem Wasser einen Tropfen Säure hinzufügte, sah ich, wie sich die Fasern sofort lebhaft krümmten. So ist es also klar, daß der Einfluß der Sänren bei Muskelfasern Bewegungen hervorruft, die den vitalen vollständig gleichen. Ich werde also fortan diesen Satz als bewiesen betrachten und kehre nun zu dem zuletzt besprochenen Versuche zurück. Die Fasern, die von ihrer Muskel losgerissen sind und im Wasser liegen, haben die Neigung, sich zu krümmen oder eine Inkurvation auszuführen (s'incurver). Diese Bewegung ist die Folge einer besonderen Eigentümlichkeit der Faser; selbstverständlich liegt ihr weder eine Empfindung zugrunde, noch ein Willen, sie auszuführen. Wenn also die Faser sich von selbst krümmt, so beweist das, daß in dem Gewebe, aus dem sie besteht, eine Neigung vorhanden ist, die entweder dieses Gewebe sich auf der konkav werdenden Seite stark kontrahieren nnd auf der konvex werdenden Seite sehr ausdehnen läßt. Vielleicht bestehen diese beiden entgegengesetzten Eigenschaften der Fasern nebeneinander. Auf jeden Fall ergibt sich, daß in der Faser die Neigung zu einseitiger Bewegung vorhanden ist, die zur Inkurvation führt. Als ich die besichtigten Fasern, die sich soeben gekrümmt hatten, beobachtete, kam ich auf den Gedanken, dem Wasser, in dem sie schwammen, einen Tropfen wässeriger Ätzkalilösung zuzusetzen, in demselben Augenblicke, in dem dies geschah, sah ich, daß die Fasern, die unbeweglich im Zustande der Inkurvation verharrten, sich rasch wieder streckten und dann in diesem Zustande unbeweglich blieben, ich setzte nun den Fasern einen Tropfen Sänre zu, augenblicklich krümmen sich die Fasern aufs neue. Diesen Versuch habe ich oft wiederholt und jedesmal dasselbe Ergebnis erhalten. Die Säuren lösen also die Krümmung der Muskelfaser aus, und die Alkalien ihre Streckung oder das Anhören der Krümmung. Manchmal führen die Muskelfasern von selbst und nur unter dem Einflusse des Lebens, das ihnen innewohnt, diese abwechselnden Beugungs- und Senkungsbewegung aus. Ich habe diese Erscheinung nicht allein an Muskelfasern des Frosches, sondern auch an verschiedenen Insekten beobachtet; so bezweifle ich

nicht, daß die Krümmung der Muskelfasern auch im Leben an der Kontraktion der Muskelringe mitwirken und auf diese Weise das Hilfsmittel für die Kontraktionsbewegung ist. Wir werden uns jetzt dem Studium dieser letzteren Bewegung zuwenden und zwar zunächst an dem Gewebe des Froschherzens. Dieses Organ besteht, wie wir eben gesehen haben, aus Fibrillen, und Muskelkörperchen, was ist nun die Rolle dieser beiden Organe bei der Kontraktionserscheinung. Ohne Zweifel wird man es als sehr wahrscheinlich betrachten, daß sich die Fibrillen wie die Fasern verkürzen, d. h. daß sie sich in sich selbst zusammenziehen und ihre Dicke auf Kosten der Länge vergrößern. Aber diese Kontraktion der Fibrillen ist, obwohl wahrscheinlich, doch nicht bewiesen, sie sind so klein, daß man bei diesen Transversalfalten, wie man sie bei der Muskelfaser sieht, nicht wahrnehmen kann, sofern sie überhaupt vorhanden sind. Sicher ist, daß man sie sich nicht in der Längsrichtung unter dem Einflusse von Säuren verkürzen sieht; ich habe mich davon durch folgenden Versuch überzeugt: ich nahm kleine Stücke eines Froschherzens, legte sie in ein Schälchen mit Wasser und beobachtete sie unter dem Mikroskop; einige Fibrillen ragten dann über den Rand dieser Zerrissenen wieder hinaus (Fig. 27). Ich nahm dann auf die Spitze eines Zahnstochers ein Tröpfchen Säure und ließ es leicht ins Wasser tropfen; dann sah ich sofort ins Mikroskop und konnte bald darauf beobachten, wie die Fibrillen sich rasch zum Halbkreise krümmten. Die Fibrillen aus dem Inneren des Muskelstückchens krümmten sich in derselben Weise, und der Erfolg war eine Verkürzung und gleichzeitige Anschwellung des kleinen Muskelstückes, das ich beobachtete. Ich konnte unter diesem Umstande nicht ersehen, wie sich die Muskelkörperchen, die in großer Zahl zwischen den Fasern liegen, verhalten mochten, jedoch ergibt sich auf jeden Fall aus dieser Beobachtung, daß die Fibrillen die Kontraktion des fibrillo-korpuskulären Muskelgewebes, d. h. die Verkürzung und gleichzeitige Schwellung durch eine Krümmung bewirkt. Das Herz der Gasteropoden ist vollständig aus Muskelkörperchen zusammengesetzt und war deshalb allein geeignet, mich über den Mechanismus der Kontraktion beim korpuskulären Muskelgewebe aufzuklären. Ich beeilte mich, Versuche damit anzustellen; ich nahm das Herz einer Schnecke, zerriß es unter Wasser in sehr kleine Stückchen und legte einige davon in ein Glasschälchen mit Wasser; dann beobachtete ich sie unter dem Mikroskop; fügte ich dem Wasser einen

Tropfen Salpetersäure hinzu, so konnte ich bald sehen, wie die Stückchen des Herzens, die ich beobachtete, sich kontrahierten, aber anfangs war es mir nicht leicht, über den Mechanismus dieser Kontraktion klar zu werden. Ich sah bloß, daß das Gewebe sich in sich selbst zusammenzog und dadurch dicker wurde. Ich konnte in diesem Gewebe, das vollständig aus äußerst kleinkugeligen Körperchen zusammengesetzt ist, Parallellinien entdecken, die in Fig. 29 dargestellt sind. Ich hielt diese dunkeln Parallellinien nicht für Fibrillen, wie man vermuten konnte, sondern für Falten in jener Membran, die von den Muskelkörperchen gebildet wird. Ich sah nämlich während der Kontraktion diese Linien ihre ursprüngliche Lage beibehalten und das Gewebe sich durch die Kontraktion in der Richtung *b c* zusammenziehen. Diese Vermutungen wurden durch folgende Versuche bestätigt. Ich legte ein anderes Stückchen des Schneckenherzens, das ebenso gebaut war, unter das Mikroskop, fügte einen Tropfen Kalilauge hinzu; bald sah ich die parallelen Linien am Rande des Stückchens verschwinden, es trat vollständige Entfaltung ein, nur das membranförmige Muskelstückchen nahm größere Dimensionen an, als es früher besessen hatte; es ließ zuletzt überhaupt keine parallelen Linien erkennen, wie man in *a* Fig. 29 erkennen kann. Diese Tatsache bestätigte meine früheren Beobachtungen betreffs der Eigenschaften der Alkalien, gekrümmte Muskelgewebe wieder zu strecken, denn die Faltung, die man unter diesem Umstande sieht, ist eine wirkliche Inkurvation, deren Krümmungen abwechselnd entgegengesetzt gerichtet sind. Später fügte ich wieder einen Tropfen Salpetersäure hinzu, kurze Zeit darauf sah ich, wie die entfaltete Membran *a* sich in sich selbst zusammenzog und sich aufs neue in der gleichen Weise faltete, wie es vorher der Fall gewesen war, und dunkle parallele Linien aufwies, die nichts anderes als Falten waren. Ich wiederholte diesen Versuch an einem andern Stücke des Schneckenherzens und verwandte zur Entfaltung des Gewebes einen Tropfen Ammoniak, das ich dem Wasser hinzufügte, in dem das Gewebestückchen schwamm. Der Erfolg war derselbe wie bei der Verwendung von Kalilauge. Die jeweilige Krümmung des Gewebes wurde durch das Alkali aufgehoben, und

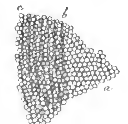


Fig. 29.

ich konnte sie wieder herstellen durch ein Tröpfchen Schwefelsänre, das ich hinzufügte, auf diese Weise konnte ich erkennen, daß beim korpusknlären Muskelgewebe die Kontraktion in einer jeweiligen Inkurvation des Gewebes besteht, das auf diese Weise außerordentlich feine Falten bildet. Diese Versuche vervollständigten außerdem den Beweis, daß die Alkalien die Fähigkeit besitzen, die Inkurvation des Mnskelgewebes anfzuheben, wie die Sänren die Fähigkeit haben, sie ansznlösen.

Um in erfolgreicher Weise die Entfaltung des Muskelgewebes beim Schneckenherzen hervorzurufen, darf die Menge der alkalischen Flüssigkeit nicht zu groß sein, denn sonst wird sie die völlige Auflösnng des Gewebes herbeiführen, das dann vollständig verschwindet. Es gibt aber eine bestimmte Alkalimenge, zu stark, die einfache Entfaltung, und zu schwach, die völlige Auflösung und das Verschwinden der Muskelkörperchen zu bewirken. Dann ist je nach der Alkalimenge, außer der Entfaltung, bald ein leichtes Auseinanderweichen der Muskelkörperchen zu beobachten, bald ihre vollständige Trennung; aber ich wiederhole es, nicht ohne völlige Anflösung Diese würde indes schließlich doch eintreten, wenn man nicht sofort in folgender Weise verfährt: Wenn das Alkali nach vollständiger Entfaltung des Mnskelgewebes die Muskelkörperchen, ans denen es besteht, ein wenig voneinander getrennt hatte, fügte ich dem Wasser einen Tropfen Salpetersäure zu; bald darauf sah ich, wie das Muskelgewebe sich zusammenzog, ohne eine Faltung anfzuweisen. Diese Zusammenziehung oder Kontraktion besteht also in einer einfachen Umschnürung der Muskelkörperchen, die früher nur lose zusammenhingen. In einem andern Versnche derselben Art wählte ich die Alkalidosis etwas größer; da trat vollständige Trennung der Muskelkörperchen ein, die unter Verlust der wechselseitigen Adhäsion sich wie eine Flüssigkeit auf dem Boden des Glasschälchens verteilten, dabei aber ihre kugeligen Formen bewahrten, ich beeilte mich, dem Wasser einen Tropfen Salpetersäure hinzuznfügen, und augenblicklich sah ich diese flüssige Schicht, die aus getrennten Körperchen bestand, gerinnen. Die Körperchen bewegten sich gegeneinander und verklebten (s'agglomérèrents) miteinander, so wie es bei der Gerinnung des Blutes geschieht, wo man auch beobachten kann, wie getrennte kugelige Körperchen sich miteinander vereinigen und miteinander verkleben.

Diese Versuche sind reich an Ergebnissen; sie beweisen erstens, daß die Zusammenziehung des Mnskelgewebes von zwei Ursachen abhängt, nämlich von der wechselseitigen An-

näherung der Muskelkörperchen und der Faltung oder wellenförmigen Einkrümmung dieses Gewebes. Zweitens, daß die Kontraktion und die Koagulation verschiedene Grade einer und derselben Erscheinung sind. Drittens, daß die Alkalien die Fähigkeit haben, die Muskelkontraktion aufzuheben. Man weiß seit langem, daß die Säuren diese Kontraktion hervorrufen, und es ist bemerkenswert, daß die Säuren gleichfalls die Kontraktion der Faser und die Koagulation flüssiger Stoffe bewirken, daß die Alkalien hingegen diese beiden Wirkungen aufheben. Wir wollen schrittweise diese allgemeinen Resultate verfolgen, da sie uns zu weiteren Ergebnissen führen werden.

Die Beobachtung hat uns gelehrt, daß die Kontraktion der Fibrillen und des korpuskulären Muskelgewebes in einer Faltung oder in einer welligen Einkrümmung besteht. Da nun die eigentlichen Muskelfasern aus Fibrillen und Muskelkörperchen zusammengesetzt sind, so folgt, daß ihre Kontraktion durch die außerordentlich feine Faltung oder durch die wellige Einkrümmung des Gewebes, das sie innerlich zusammensetzt, zustande kommt. Wir haben gesehen, daß das Gasteropodenherz keine Fibrillen enthält, sondern ausschließlich aus Muskelkörperchen zusammengesetzt ist, die durch ihre Anhäufung ein membranartiges Gewebe bilden. So ist es also bewiesen, daß die Kontraktion nicht ausschließlich durch die gestreckten, als Fasern bezeichneten Gewebe zustande kommt, sondern daß sie ebensogut an membranartigen Organen, die durch die Vereinigung einer großen Zahl Muskelkörperchen besteht, sich abspielen kann. Die Anschwellung des kontrahierten Muskelgewebes rührt von seiner welligen Einkrümmung her, die die feinen Faltungen der Elementarbestandteile dieses Gewebes hervorruft. Es ist leicht einzusehen, daß Membranen oder Fäden, die Falten besitzen, dadurch allein im gefalteten Zustande eine Vergrößerung des Querdurchmessers aufweisen müssen. Die Transversalfalten auf der Oberfläche der kontrahierten Muskelfasern rühren von der welligen Einkrümmung der oberflächlichen Fibrillen der Faser her. Die inneren Fibrillen derselben Faser besitzen unzweifelhaft wellige Einkrümmungen in feinen Falten, die ihre Verkürzungen und infolgedessen auch die der gesamten Faser zur Folge hat. Aus den eben besprochenen Beobachtungen folgt, daß es zwei Arten von Kontraktion gibt: eine, die auf der wechselseitigen Annäherung der Muskelkörperchen beruht, und eine andere, die von der Einkrümmung des Gewebes, das diese Muskelkörperchen bilden,

herrührt. Die erste dieser beiden Kontraktionen ist naturgemäß sehr beschränkt in ihrem Vorkommen; sie kann keine beträchtlichen Verkürzungen, wie man sie in Muskelorganen beobachtet, herbeiführen, wobei die Muskeln oft auf einen kleinen Teil ihrer Länge im Erschlaffungszustande reduziert sind, wie ich es an den Muskeln beobachten konnte, die die Zurückziehung des gestielten Auges bei der Schnecke bewirken. Um eine solche Verkürzung herbeizuführen, ist ein anderer Mechanismus notwendig, als der der einfachen und gleichmäßigen Annäherung der Muskelköperchen. Das hat die Natur durch Verwendung der welligen Einkrümmung zustande gebracht, einer Einkrümmung, die auf der ungleichen Annäherung der Körperchen in den verschiedenen Teilen des Gewebes beruht. Diese Annäherung spielt sich vorwiegend und vielleicht ausschließlich auf der konkaven Seite ab. Die Tatsache der Krümmung allein beweist nämlich schon, daß eine Annäherung der Elementarbestandteile des Gewebes besteht, die vorwiegend sich an der konkaven Seite der Krümmung abspielt. Die Einkrümmung ist also eine Folge davon, daß die Ursache der wechselseitigen Anziehungskraft der Körperchen oder die Verkürzung nur auf einer Seite des organischen Gewebes stattfindet. Sollte hier nicht eine Art von transversaler Polarisation bestehen, vermöge der die entgegengesetzte Seite des gekrümmten Teiles in entgegengesetzter Richtung verändert wird? Aber das ist bloß eine Hypothese, und ich will mich nicht länger dabei aufhalten. Die positive Schlußfolgerung, die man aus den mitgeteilten Beobachtungen ziehen kann, ist, daß im organischen Gewebe eine Kraft besteht, die die Anziehung der Körperchen bewirkt, eine Kraft, die unter verschiedenen äußeren Einflüssen in Wirksamkeit treten kann. Die Verbindung dieser Kraft ruft vermöge eines besonderen Mechanismus die Einkrümmung des Gewebes hervor, und diese wiederum hat eine so starke Bewegung zur Folge, wie sie durch die bloße Anziehungskraft der Körperchen nicht ausgeführt werden könnte. So ist das, was man als Kontraktion bezeichnet, keine einfache Erscheinung. Sie ist aus der Annäherung der Körperchen und der Einkrümmung zusammengesetzt, die nun ihrerseits die Folge der Annäherung der Körperchen mit Hilfe eines besonderen Mechanismus darstellt. Diese wellige Einkrümmung ist bei den Tieren eine Erscheinung, die sich im Innern der Organe abspielt und meistens unseren Augen verborgen bleibt, seien sie auch mit dem besten

Mikroskop bewaffnet. Aber bei manchen Pflanzentieren spielt sich diese Erscheinung äußerlich ab und kann fast ohne jegliche Schwierigkeit beobachtet werden. So kann man bei den Vortizellen oder Glockentierchen (Vorticella convallaria) außerordentlich rasche Kontraktionen beobachten, die sich jeden Augenblick wiederholen. Die Äste, die diese Polypen tragen, kontrahieren sich und erschlaffen abwechselnd. Der Zweck dieser andauernden krampfhaften Bewegung ist unbekannt. Es ist sehr interessant, sie unter dem Mikroskop zu beobachten. Man sieht, wie diese Äste, die sehr dünn sind, rasch eine wellenförmige Krümmung ausführen, wie a in Fig. 28. Diese Einkrümmung wird bald aufgehoben, und der erschlaffte Ast streckt sich wieder gerade, wie in b dargestellt ist. Dann beginnt er von neuem sich zusammenzuziehen und so fort. Diese Polypen lassen uns nun deutlich den Kontraktionsmechanismus, den man bei anderen Tieren im Innern der Organe suchen muß, erkennen. Die Arme der Hydren weisen ebenfalls eine wellige Einkrümmung auf, deren Krümmungen in ganz verschiedenen Richtungen verlaufen. Mit Hilfe dieser vielfältigen Krümmung führen diese Arme, indem sie sozusagen sich zum Knäuel ballen, die Beute, die das Tier erfaßt hatte, zum Munde. In dieser welligen Einkrümmung werden die Arme der Hydra nicht dicker, als sie es früher waren. Diese Einkrümmung, aus der die Muskelbewegung wesentlich besteht, ist offenbar eine Erscheinung, die der Einkrümmuug der verschiedenen Pflanzentiere auffallend ähnlich ist. Die Versuche, die wir eben angestellt haben, haben uns nämlich gezeigt, daß der Mechanismus der Bewegung an den Polstern der Sinnpflanze in einer elastischen Einkrümmung besteht, deren Ursache Nervenkraft ist, die durch äußere Einflüsse ausgelöst wird, auf die nach einiger Zeit eine Streckung folgt, die nichts anderes ist, als das Aufhören der Einkrümmung. Ebenso verhalten sich alle anderen Pflanzentiere, die sichtbare Bewegung ausführen, denn wir haben oben gesehen, daß alle diese Bewegungen ohne Ausnahme Folge einer Einkrümmung sind, d. h. nicht allein, die der im besonderen als reizbar bezeichneten Pflanzen, sondern auch die, durch die die Pflanzen Tag- und Nachtstellung einnehmen, sowie die, durch die die Ranken sich an ihre Stütze klammern. Bei den Pflanzen zeigt sich diese Erscheinung offen und in ihrer vollen Einfachheit. Bei ihnen ist die Einkrümmung meistens einfach, d. h. in einem einzigen Bogen bestehend, während sie bei den Tieren sozu-

sagen versteckt ist (masqué). Der Mechanismus ist bei diesen meist im Innern der Organe verborgen, und die Einkrümmung fast immer faltig. Denn ich habe niemals eine einfache Einkrümmnng gesehen, außer in der Muskelfaser, sofern sie als ein Ganzes betrachtet wird. Wir haben nämlich gesehen, daß diese Faser gleichzeitig die Fähigkeit besitzt, sich zusammenzuziehen nnd znm Halbkreis zu krümmen. Aus dem Vergleiche dieser Tatsachen folgt, daß die tierische Reizbarkeit und die pflanzliche Reizbarkeit zwei wesentlich gleiche Erscheinungen sind, sie hängen beide von der Krümmnngsfähigkeit des organischen Gewebes ab, jener Lebenseigenschaft der Gewebe, sich krümmen und in elastischer Weise im gekrümmten Zustand verharren zu können. Die Kenntnisse, die wir eben bei den Tieren über die Ursache dieser Einkrümmung erworben haben, setzen uns instand, die Ursache bei der Einkrümmnng der Pflanzen zu untersuchen, eine Untersuchnng, die wir früher aufgeben mußten, weil nns die Anhaltspunkte dazu fehlten. Wir haben eben gesehen, daß das Muskelgewebe wesentlich aus bläschenförmigen Körperchen besteht, die bald zu fadenförmigen Organen, bald in unregelmäßiger Weise miteinander verbunden sind, und daß diese Körperchen die Eigentümlichkeit haben, sich in Säure aufzulösen. Dies unterscheidet sie wesentlich von den Nervenkörperchen, die in diesen Reagenzien unlöslich sind. Nun haben wir bei der oben, ausgeführten Untersuchung über das Gewebe der Blattpolster bei der Sinnpflanze Figur 16 gesehen, daß dieses Gewebe eine große Anzahl reihenförmig angeordneter kugeliger Zellen besitzt, die von einer Flüssigkeit erfüllt sind, die unter dem Einflusse von kalter Salpetersäure gerinnt, von heißer sich auflöst. Diese kugeligen Zellen sind also wahre Muskelkörperchen, die viel dicker sind, als die der Tiere, die aber mit ihnen die Anordnnng in Reihen und besonders das Verhalten in chemischer Hinsicht gemein haben. Die Muskelkörperchen der Tiere werden nämlich dnrch Säuren undurchsichtig gemacht, bevor sie sich in ihnen lösen, genau wie es bei den kugeligen Zellen der Blattpolster der Sinnpflanze der Fall ist. Da nun die Erscheinnng der Einkrümmung bei Pflanzen und Tieren wesentlich gleich ist, folgt, daß diese Einkrümmung bei beiden in gleicher Weise daher rührt, daß die Annäherung der Körperchen nur auf einer Seite erfolgt. Die Muskelkörperchen und die kugeligen Blattpolster der Sinnpflanze stehen nämlich nicht in unmittelbarer Berührnng miteinander, wie wir bereits gesehen haben. Sie konnten infolge-

dessen sich einander genügend nähern, um die Einkrümmung zu veranlassen, wie man an dem Gewebe dieser Blattpolster beobachtet und sich wieder voneinander entfernen, sobald die Streckung eintritt. Daraus folgt, daß die Sinnpflanze, ohne wirkliche Muskeln zu besitzen, doch das eigentliche Muskelgewebe hat, d. h. die Muskelkörperchen, die das Organ der Einkrümmung sind. Ebenso besitzt diese Pflanze, ohne wirkliche Nerven zu haben, die Elemente des Nervensystems, d. h. die Nervenkörperchen, die übrigens auch bei den andern Pflanzen vorkommen.

Die vitale Einkrümmung, wie sie unter dem Einflusse der Nervenkraft stattfindet, ist im allgemeinen ein Vorgang von kurzer Dauer. Der eingekrümmte Teil kehrt mehr oder weniger schnell in den Zustand der Streckung zurück, die bei den Tieren den Erschlaffungszustand darstellt; die abwechselnde Einkrümmung und Streckung findet bei den Pflanzen in recht beträchtlichen Zeitintervallen statt. Ein Blatt der Sinnpflanze, das sich unter dem Einflusse eines leichten Stoßes zusammengefaltet hat, richtet sich erst nach einigen Minuten langsam auf. Diese Einkrümmung, der stets wieder die Streckung folgt, wiederholt sich so oft, als man sie hervorruft. Diese abwechselnden Krümmungen und Streckungen finden unter dem Einflusse einer inneren Ursache statt bei Hedysarum gyrans, deren Blätter in fortwährend schwingender Bewegung sich befinden. Diese Schwingung hängt ebenfalls von inneren Ursachen ab und erfolgt noch viel rascher bei den Oscillarien, jenen Wesen, die hart an der Grenze des Pflanzen- und Tierreichs stehen, und deren Fäden beständig den Vorgang der Einkrümmung und Streckung erkennen lassen. Gehen wir von den Pflanzen zu den Polypen über, so sehen wir bei den Vorticellen Fig. 29 sehr häufige wiederholte Abwechslung von welligen Einkrümmungen und Streckungen unter dem Einflusse des Willens. Die eigentlichen tierischen Muskeln weisen genau dieselben Erscheinungen auf. Es ist allgemein bekannt, daß die Kontraktion dieser Organe unter dem Einflusse der Nervenkraft ein Vorgang von kurzer Dauer ist, und daß jene notwendigerweise erschlaffen, wenn die Kontraktion einige Zeit gedauert hat, worauf sie dann imstande sind, von neuem sich zu kontrahieren. Übrigens ist die Kontraktion, die eine Zeitlang unverändert und beständig erscheint, es in Wirklichkeit nicht; die Muskelkontraktion unter dem Einflusse des Willens ist, wie man weiß, kein Zustand von Unbeweglichkeit,

sondern das Ergebnis einer großen Zahl von Schwingungen oder partiellen Kontraktionen, auf die in sehr kurzen Zeitabständen Erschlaffung folgt; auch können unsere Glieder eine Stellung, die eine anhaltende Muskelwirkung erfordert, nicht längere Zeit einnehmen, ohne ein leichtes Zittern erkennen zu lassen, das beim kräftigen Individuum fast unmerklich ist, deutlich aber bei schwächlichen Personen und namentlich bei Greisen. Dieses Zittern, dieses Oszillieren der Muskeln hört man, wenn man sich die Ohren mit den Händen zuhält, dieses Zittern der Muskeln kann man auch leicht an bloßgelegten Froschmuskeln sehen, die man leicht mit feingepulvertem Kochsalz bestäubt. Dabei sieht man, daß die Kontraktion der Muskeln unter dem Einflusse des Willens nur die Dauer und Schnelligkeit eines Blitzes hat. Diese Schwingungen sind viel langsamer bei den Muskelfasern der Mollusken. der Anneliden und sogar der Insekten, wie ich mich durch mehrfache Beobachtungen überzeugen konnte. Es liegt nicht im Plane meiner Untersuchungen, hier eine vollständige Abhandlung über die Kontraktion bei den Tieren zu geben; ich beschränke mich darauf, einige allgemeine Betrachtungen hierüber mitzuteilen. Verschiedene Gewebe des tierischen Körpers haben die Fähigkeit der Kontraktion, aber nur in den Muskeln ist diese Fähigkeit in beträchtlichem Grade entwickelt; daher kann sie bei diesen durch Ursachen ausgelöst werden, die bei anderen Geweben nicht entfernt genügen, eine Kontraktion eintreten zu lassen. So bewirken die Nervenkräfte und die galvanische Elektrizität eine lebhafte Kontraktion der Muskeln, haben aber keinen merklichen Einfluß auf die Kontraktion anderer Organe. Diese Tatsache hat mehrfach zu der Ansicht geführt, daß es verschiedene Arten des Kontraktionsvermögens gibt; so nimmt *Bichat* außer der animalen Kontraktion und einer organischen Kontraktion unter dem Einflusse von Empfindungen auch eine organische Kontraktion ohne Empfindung und ein Kontraktionsvermögen des Gewebes an, das vom Leben unabhängig ist. Er richtet endlich seine Aufmerksamkeit auf das Einschrumpfen, das tierische Gewebe unter der Einwirkung von Feuer erkennen lassen; in sehr philosophischer Betrachtung hält *Bichat* alle diese Bewegungserscheinungen in gleicher Weise abhängig von dem Zusammenhange und der Anordnung der Moleküle des lebendigen Gewebes, die die Fähigkeit der Verkürzung haben, ein Fähigkeit, die im Leben und im Tode durch verschiedene Ursachen aus-

gelöst werden kann*). Diese letzte Beobachtnng eines gründlichen Forschers, dessen Gedanken zum größten Teile das Gepräge des Genies tragen, ist außerordentlich wahr nnd treffend; so sehen wir also, wenn wir auf die Ursachen nnd den Mechanismus der Kontraktion zurückgehen, daß 1) unter dem Einflusse der Nervenkraft, die von den Nervenzentren ansgeht oder durch äußere Ursachen ausgelöst wird, die Mnskelfasern eine Kontraktion erfahren, die früher oder später der Erschlaffung weicht. Das ist die oszillierende wellige Einkrümmung mit starker Bewegung; sie ist den Muskeln eigentümlich. Diese rasche und kurzdauernde Krümmung kann an den Mnskeln des eben getöteten Tieres dnrch galvanische Elektrizität, die die Nervenkraft wieder belebt oder vielleicht auch wieder ersetzt, ausgelöst werden. 2) Unter dem Einflusse gewisser innerer oder äußerer Ursachen erfahren verschiedene Gewebe des tierischen Organismus eine schwache Kontraktion, die langsam dem Erschlaffungszustande weicht. Diese Kontraktion ist die Wirknng dessen, was *Bichat* organisches Kontraktionsvermögen ohne Empfindung nennt. Wenn man auch den Mechanismus dieser Kontraktion nicht direkt hat beobachten können, so unterliegt es doch keinem Zweifel, daß sie auch anf einer welligen Einkrümmnng beruht. Diese Einkrümmnng mit geringer Bewegung weist langsame Oszillation auf. 3) Beim Erlöschen des Lebens ziehen sich die Muskelfasern kräftig zusammen. Ihre Kontraktion ist es, die unter diesem Umstande die Starrheit der Glieder bewirkt, wie *Nysten***) gezeigt hat. Dieser Forscher beobachtete, daß diese Kontraktion einige Tage nach dem Tode verschwindet, sobald die Verwesung sich bemerklich macht; er meinte, daß sie die Folge eines Überrestes von organischem Leben sei, das erst mehrere Tage nach dem Tode erlischt. In diesem Punkte ist er, so glaube ich, im Irrtum befangen; die Kontraktion der Muskeln nach dem Tode ist, wie ich glaube, eine Erscheinung derselben Art wie die Gerinnung des Blutes, die zur selben Zeit eintritt. Diese beiden Erscheinungen tun in gleicher Weise das Erlöschen des Lebens kund. Wenn die Muskeln beim Eintritte der Fäulnis erschlaffen, so rührt das offenbar von der Bildung von Ammoniak her, das in seiner Eigenschaft als Alkali die Einkrümmung des Mnskelgewebes aufhebt. Diese Einkrümmung

---

*) Anatomie générale, considérations generales, 55.

**) Recherches de physiologie et de chimie pathologiques.

ist wellig und beständig, d. h. sie wechselt nicht von selbst mit einem Streckungs- oder Erschlaffungszustande ab. Die Muskelkontraktion, die durch Abwesenheit der unmittelbaren Ursachen des Lebens herbeigeführt wird, ist eine Tatsache, die die volle Aufmerksamkeit der Physiologen verdient, denn das beweist, daß die Kontraktion der Organe in allen Fällen, wie in diesem durch Ausschaltung eines unbekannten Elementes herbeigeführt wird, das im lebenden Muskel dagegen reichlich vorhanden ist. 4) Unter dem Einflusse der mechanischen Dehnung nimmt die tierische Faser, nach völligem Absterben sich selbst überlassen, ihren ursprünglichen Verkürzungszustand an. Das ist die Erscheinung, die *Bichat* als Kontraktilität des Gewebes bezeichnet; dies rührt von der Elastizität der Fibrillen her, die die Neigung haben, in der angenommenen Krümmnng zu verharren; sie wirken also genau wie Sprungfedern: das ist also wieder ein Fall von konstanter welliger Einkrümmung. 5) Unter dem Einflusse des Feuers bewegt sich das Fasergewebe der Tiere, wenn es schon völlig tot nnd ausgetrocknet ist, fast genau so wie beim lebenden Tier; das rührt von den partiellen und mehrfachen Krümmungen her, die in diesem Gewebe, sei es dnrch Gasentwicklung, sei es durch Ausdehnung oder Verdampfung von Flüssigkeiten auftreten. So sehen wir also, daß überall, wo in den organischen Geweben Bewegungen zu beobachten sind, diese im Leben wie im Tode in gleicher Weise auf elastischen Krümmungen beruhen, deren auslösende Ursache verschieden sein kann, die aber alle auf der organischen Struktur dieser Gewebe beruhen, die durchweg wesentlich aus einer Anhäufung von blasigen Körperchen der Zellen bestehen. Dies ist nämlich ausnahmslos die feinere Struktur aller tierischen Organe. *Leuwenhoek* hatte schon einen Teil dieser Wahrheit ausgesprochen, die weiterhin durch neue Untersuchungen von *Milne Edwards* *), der mit großer Sorgfalt die mikroskopische Struktur der wesentlichsten tierischen Gewebe untersucht hat, ihre Bestätigung fand; er hat überall Anhäufungen von Kugeln gesehen. Ich habe mich von der Genauigkeit seiner Beobachtungen überzeugt; überall findet man nämlich in den tierischen Organen nur kugelige Körperchen, die bald in geraden Längsreihen angeordnet sind, bald in regellosen Haufen liegen. Dieses letztere Aussehen weisen die kugeligen Körperchen in allen

*) Mémoire sur la structure élémentaire des principaux tissu organiques.

Sekretionsorganen, wie z. B. in der Leber, den Nieren, den Speicheldrüsen, den Hoden usw. auf. Die Milz und die Eierstöcke zeigen auch denselben feineren Bau. Diese fundamentale Ähnlichkeit des Gewebes aller parenchymatischen Organe ist so groß, daß man beim Frosch unter dem Mikroskop kaum die Gewebe des Gehirns, der Leber, der Niere, der Milz u. a. voneinander unterscheiden kann; überall sieht man nur kugelige Körperchen regellos angehäuft das Parenchym der betreffenden Organe bilden. Bei den Wirbeltieren sind die kugeligen Körperchen so klein, daß man nicht unterscheiden kann, ob es sich um massive Gebilde oder um Bläschen handelt. Bei den Mollusken ist das aber mit Leichtigkeit zu sehen. Untersucht man mit dem Mikroskop die Leber, Hoden oder Speicheldrüse der Weinberg- oder der Wegschnecke, so sieht man, daß diese Sekretionsorgane, wie die der Wirbeltiere aus einer wirren Anhäufung von kleinen Körperchen besteht, aber hier sind diese kugeligen Körperchen nicht sehr klein, sie sind sogar recht groß, wenn man diesen Ausdruck überhaupt auf mikroskopische Gebilde anwenden darf, und man sieht sehr deutlich, daß es sich um bläschenförmige Körper oder wirkliche Zellen handelt, in deren Wänden sogar andere äußerst kleine Körperchen zu sehen sind. Man könnte vielleicht vermuten, daß diese kugeligen Zellen den kugeligen Körperchen in den Sekretionsorganen der Wirbeltiere analog seien, aber die oberflächlichste Prüfung muß jeden Zweifel in dieser Hinsicht zerstreuen, indem sie zeigt, daß die kugeligen Zellen der Sekretionsorgane bei den Mollusken, und die kugeligen Körperchen in den Sekretionsorganen der Wirbeltiere in gleicher Weise das Parenchym dieser Organe unmittelbar bilden. Ihre Masse umlagern in gleicher Weise Blutgefäße und Sekretionskanälchen. Diese Beobachtung zeigt, daß die kugeligen Körperchen, deren Anhäufung die parenchymatischen Organe der Wirbeltiere zusammensetzt, Zellen von außerordentlicher Kleinheit sind, deren Wände durch kleinere Körperchen zu unterscheiden sein würden, wenn das Mikroskop es gestatten würde, bis zu diesen Graden der Kleinheit vorzudringen. Wir haben oben gesehen, daß bei den Gasteropoden die Masse des Gehirns aus kugeligen Bläschen besteht, die mit Nervensubstanz erfüllt sind. Wir haben in gleicher Weise bemerkt, daß diese Beobachtung die Ansicht der Brüder *Wenzel* beseitigt, die von demselben Standpunkte aus die kugeligen Körperchen im Wirbeltiergehirne betrachten. Man kann daraus den allgemeinen Schluß ziehen, daß die kugeligen

Körperchen, die durch ihre Vereinigung alle organischen Gewebe der Tiere bilden, wirklich kugelige Zellen von äußerster Kleinheit sind, die einfach durch Adhäsion zusammenzuhängen scheinen. So sind denn alle Gewebe und alle Organe der Tiere wirklich ein verschieden gestaltetes Zellgewebe. Diese Einförmigkeit der inneren Struktur zeigt, daß die Organe sich nur durch die Natur der Stoffe unterscheiden, die in ihren bläschenförmigen Zellen enthalten sind. In diesen Zellen spielt sich die Sekretion der Flüssigkeiten ab, die für jedes Organ charakteristisch ist, und die wahrscheinlich durch Transsudation in die Sekretionskanälchen hineingelangen. Im Gehirne führen die angehäuften Zellen die Sekretion der eigentlichen Nervensubstanz aus jener Substanz, die im Zellgewebe beständig verbleibt, indem sie ausgeschieden worden ist. So ist die Zelle das eigentliche Sekretionsorgan, sie sezerniert im Innern eine Substanz, die dazu bestimmt ist, durch die Sekretionskanälchen nach außen zu gelangen, bald aber im Innern der sezernierenden Zellen zu verbleiben, und einen Teil des Organismus zu bilden, in dem sie eine ihr eigentümliche Rolle spielt. So verhält sich insbesondere die eigentliche Nervensubstanz, die die mikroskopischen Zellen des Gehirns und der Nerven erfüllt, eine Substanz, die im lebenden Körper so erstaunliche und ihrer Art nach noch unerforschte Eigenschaften besitzt. Man kann nicht daran zweifeln, daß parenchymatische Organe wie die Milz, die keinen Sekretionskanal besitzen, gleichfalls in ihren Zellen die Sekretion einer Substanz bewirken, die bestimmt ist, entweder in ihnen zu verbleiben oder durch Transsudation in die Blutbahn abzugehen. Die Zelle muß wohl in jedem Organe besondere Eigentümlichkeiten besitzen, da sie doch so verschiedene Stoffe zu sezernieren vermag, und man kann nicht umhin, in dieser Hinsicht über die wunderbare Verschiedenheit der Produkte der Organisation zu staunen, eine Verschiedenheit, die im Pflanzenreiche noch bedeutend größer ist als im Tierreiche. Welche Verschiedenheit herrscht doch in den physikalischen und chemischen Eigenschaften der Substanzen, die von den Zellen des Parenchyms der Früchte und der Stengel, der Wurzel, Blätter und Blüten der auf der Erdoberfläche verbreiteten Pflanzen sezerniert werden. Man kann garnicht begreifen, daß eine so große Verschiedenheit das Werk eines einzigen Organs, der Zelle sein soll. Dieses erstaunliche Organ ist infolge des Vergleichs, den man zwischen seiner außerordentlichen Einfachheit und der außerordentlichen

Verschiedenheit seiner inneren Struktur ziehen kann, wirklich als der Baustein des Organismus zu betrachten. Alles stammt nämlich im Pflanzengewebe von der Zelle her, und die Beobachtung hat uns eben gelehrt, daß bei den Tieren dasselbe der Fall ist.

Wir sind früher durch Beobachtungen zu dem Resultate gelangt, daß die Koagulation der Flüssigkeiten eine Erscheinung ist, die der Kontraktion der festen Körper ähnelt. Diese Tatsache ist für die Physiologen von großer Wichtigkeit, denn sie zeigt, daß gewisse organische Eigenschaften festen und flüssigen Körpern gemeinsam sind. Diese letzteren verhalten sich anders als anorganische Flüssigkeiten. Die Flüssigkeiten des lebenden Körpers sind organisiert, d. h. ihre Struktur ist der der festen Körper ähnlich, sie sind wie diese durch und durch aus kugeligen Körperchen zusammengesetzt, aber in festen Körpern hängen diese Körperchen miteinander zusammen, in Flüssigkeiten dagegen sind sie frei und voneinander getrennt. Die Kügelchen, aus denen das Blut besteht, sind allgemein bekannt. Diese Kügelchen sind mit großer Sorgfalt von berühmten Naturforschern untersucht worden; über deren Entdeckung will ich hier in Kürze berichten, unter Zufügung meiner eigenen Untersuchungen. Bekanntlich wurden die Blutkörperchen von *Leuwenhoek* entdeckt und seitdem von vielen Beobachtern untersucht; besonders von *Haller*, *Spallanzani* und *Hewson*. Neuerdings sind sie wiederum von Sir *Everard Home*, *Bauer* und zuletzt von *Prévost* und *Dumas* studiert worden. Der Name Kügelchen (globules), mit dem die ersten Beobachter diese im Blute schwimmenden Körper bezeichneten, beweist, daß sie sie für kleine Kügelchen ansahen. Manche Beobachter glaubten, weil sie sie in der Mitte durchsichtig und am Rande undurchsichtig sahen, schließen zu dürfen, daß diese kleinen Kügelchen in der Mitte von einem Loche durchbohrt seien; die Behauptung verdient aber wenig Beachtung, denn es ist ganz offenbar, daß dieser Anschein nur daher rührt, daß die durchsichtigen Kügelchen das Licht durch Brechung in einem zentralen Brennpunkte vereinigen, so daß ihre Ränder undurchsichtig und ihre mittleren Teile durchsichtig erscheinen. Wir haben schon weiter oben diese Bemerkung, bezüglich der durchsichtigen Kügelchen gemacht, die *Mirbel* für Poren in Pflanzengeweben hielt. Bis auf *Hewson* war man einstimmig der Ansicht, daß die Blutkörperchen als Sphäroide oder Ellipsoide anzusehen sind. Dieser Beobachter aber behauptete, daß das nicht ihre Gestalt sei, sondern daß es eine Scheibe mit einer

Schwellung im Mittelpunkte wäre*). *Bauer* wiederholte diese Beobachtnngen und glanbte, wieder die Lehre von der Sphäroidform aufstelllen zu können, die den Blutkörperchen von den meisten Beobachtern zugeschrieben war**). Zuletzt kamen *Prévost* und *Dumas* auf die Anschauung von *Hewson* zurück und betrachteten die Blutkörperchen als scheibenförmig***). Was man inmitten dieser verschiedenartigen Anschauungen vermuten kann, ist, daß die Beobachter, die sie aussprechen, alle in gleicher Weise recht haben. Wenn nämlich alle Blutkörperchen Scheiben wären, wie sollte dann diese Form so vielen ausgezeichneten Beobachtern entgangen sein, andererseits ist es aber nicht zu bestreiten, daß diese Gestalt vorkommt, wie ich selbst beobachtet habe, aber man muß zugeben, daß diese Gestalt recht selten ist, und in den meisten Fällen — ja fast immer — stellen sich die Blntkörperchen in kugeliger oder elliptischer Form dar. Vielleicht wird man sagen, daß sie nur so aussehen, weil ihre Scheiben im Augenblicke eine ihrer flachen Seiten dem Beschauer zukehrt; dann müßte man aber annehmen, daß die Wahrscheinlichkeit für eine solche Stellung unendlich groß wäre, während die für eine seitliche Lage recht selten eintrete. Man könnte glauben, daß die Schwerkraftsrichtung einen Einfluß auf die Flachstellung dieser angeblichen Scheibchen hätte, und da man gewöhnlich unter Mikroskopen mit senkrechter Gesichtslinie beobachtet, so würde darans tatsächlich folgen, daß die Körperchen am häufigsten eine ihrer Seiten dem Beschauer zuwenden; obwohl diese flache Stellung während der Zirkulation sehr wenig wahrscheinlich ist, wollte ich mich doch überzeugen, ob eine Änderung der Stellung des Tieres das Aussehen der Körperchen verändern würde. Ich habe die Gesichtslinie meines Mikroskops horizontal gestellt und in dieser Stellung die Zirkulation im Schwanze einer Kaulquappe beobachtet. Das Gefäß, auf das ich mein Mikroskop richtete, stand vertikal. Wenn die Schwerkraft einen Einfluß auf die horizontale Stellung der scheibenförmigen Körperchen gehabt hätte, so würde daraus folgen, daß diese Scheibe sich in meiner Beobachtung als in Seitenansicht darstellte. Nun habe ich auch hier die Körperchen eiförmig gesehen; ich konnte bei dieser Beobachtung auch nicht ein einziges in scheibenförmiger Ge-

*) Transactions philosophiques, tome 33.
**) Idem 1818.
***) Examin du sang, etc.

stalt wahrnehmen. Alles zusammen beweist also, daß diese letztere Form selten ist und nur zufällig vorkommt, und daß die normale Form der Blutkörperchen ein Sphäroid oder Ellipsoid ist. Überdies wird diese Tatsache noch bewiesen durch die Gestaltsänderung, deren die Blutkörperchen fähig sind. *Fontana* und *Spallanzani* haben, der eine beim Frosche, der andere beim Salamander gesehen, wie die Blutkörperchen ein sehr langgestrecktes Ellipsoid bildeten, wenn sie in einem Gefäße lagen, dessen Durchmesser kleiner war als der ihre, und sich in Form eines Halbmondes bogen und schließlich ihre ursprüngliche Gestalt einnahmen, wenn sie in ein genügend breites Gefäß gebracht waren. Die Formänderung könnte nur an einem Sphäroide stattfinden, und man sieht ein, daß sie sich an einer Scheibe nicht abspielen kann.

Eine Membran von außerordentlicher Feinheit umgibt die Blutkörperchen. Diese blasenförmige Membran ist die einzige Stelle, an der der rote Farbstoff der Blutkörperchen abgelagert ist. Infolge ihrer außerordentlichen Zartheit verändert sie sich rasch nach dem Tode und trennt sich von den Körperchen los, wie *Bauer* und *Home* beobachten konnten. Nach dieser Abtrennung der gefärbten Hülle erscheint das Blutkörperchen weiß und behält dabei seine Gestalt. Man könnte meinen, daß es dann nur noch aus einem Kerne von Fasersubstanz besteht. Aber die Fähigkeit der Blutkörperchen, ihre Gestalt zu ändern, wie wir es eben gesehen haben zeigt, daß dieser Kern aus einer sehr weichen oder gar flüssigen Substanz besteht, und daß infolge dessen die Erhaltung der Form, nach der Entfernung der äußeren gefärbten Membran, beweist, daß das Blutkörperchen noch eine zweite Membran besitzt, die fester ist als die gefärbte Membran, unter der sie liegt, und in deren Innern die weiche oder flüssige Substanz sich befindet, aus der der Kern des Blutkörperchens besteht. Unter allen Umständen folgt aus der Existenz der gefärbten blasenförmigen Membranen, daß die Blutkörperchen als Bläschen anzusehen sind. Das Vorhandensein dieser Membran ist durch Beobachtungen von *Bauer* und von *Home* festgestellt und hat durch *Prévost* und *Dumas* seine volle Bestätigung gefunden.

Andauerndes Fasten vermindert die Zahl der Blutkörperchen beträchtlich. Ich habe diese bei einer Larve der Geburtshelferkröte, die ich mir ein ganzes Jahr lang ohne zu füttern gehalten hatte, völlig verschwinden sehen. *Leuwenhoeck* hatte angegeben, daß die Blutkörperchen eine Rotationsbewegung

um die eigene Achse besaßen, aber die Beobachtungen von *Haller**) und *Spallanzani***) bewiesen, daß diese Bewegung nicht vorhanden ist. Diese beiden Beobachter haben immer gesehen, daß die Blutkörperchen in der durchsichtigen Flüssigkeit, die sie umgibt, den gleichen Abstand wahren. Niemals berühren sich die Kügelchen unmittelbar, solange das Leben währt. *Spallanzani* hat sehr häufig gesehen, daß wenn zwei Kügelchen an der Mündung des Gefäßes erschienen, dieses nur ein einziges durchzulassen vermochte, das andere, für einen Augenblick zurückgestoßen, sich rückwärts bewegte, ohne das Kügelchen zu berühren, das vor ihm in die Öffnung eintrat. *Haller****) hat gleichfalls gesehen, daß diese Kügelchen sich gegenseitig abstießen, wenn die Vorwärtsbewegung des Blutes die Tendenz gehabt hatte, sie einander zu nähern. So hat er beobachtet, daß bei einem Körperchen in einer Art von Blindsack lag, es alle andern Körperchen, die sich ihm näherten, abstieß, ohne sie berührt zu haben. Diese ständige Isolierung der Blutkörperchen voneinander inmitten der serösen Flüssigkeit, die sie umgibt, und diese wechselseitigen Abstufung, die eintritt, wenn eine äußere Ursache sie zusammenführt, hören erst auf, wenn das Leben erlischt. Dann hat *Haller* die Kügelchen sich zusammenballen sehen, wobei sie gleichzeitig ihre sphäroide Form verloren. Sie erzielten aber diese Form wieder und trennten sich voneinander, wenn die erlöschende Zirkulation von neuem belebt wurde. Ich habe alle diese Beobachtungen von *Haller* und *Spallanzani* wiederholt und konnte mich von deren Richtigkeit überzeugen. Ich habe häufig den Blutumlauf in den durchsichtigen Körperteilen junger Salamander und junger Kaulquappen beobachtet und immer gesehen, daß die Blutkörperchen sich voneinander entfernt halten, solange das Leben noch eine gewisse Energie besitzt; rückt aber der Tod näher, so hören die Blutkörperchen auf, sich voneinander entfernt zu halten. In demselben Augenblicke, in dem das Blut während der Herzsystole in dem Gefäße nach vorwärts, und während der Diastole rückwärts zu fließen beginnt. Sie ballen sich zusammen und bilden kleine Anhäufungen, die gewisse Teile der Gefäße erfüllen, während andere nur Serum enthalten. Es unterliegt aber keinem Zweifel, daß

*) Mémoire sur le mouvement du sang.
**) De fenomens della circolacione.
***) Deuxième mémoire sur le mouvement du sang.

während des Lebens eine repulsive Kraft besteht, die die Blutkörperchen voneinander getrennt hält, und die beim Tode verschwindet. Dann ballen sich die Blutkörperchen kraft einer wechselseitigen Attraktion zusammen, und ihre Vereinigung bezeichnet man als den Blutkuchen.

Man weiß aus direkten Versuchen, daß keineswegs Abkühlung die Ursache dieser Gerinnung ist, deren Ergebnis eine Bildung bald membranförmiger, bald fadenförmiger Körper ist, die an Fasern erinnern, wobei man auch die Substanz, aus denen diese Körper gebildet sind, als Fibrin bezeichnet, und das mit um so mehr Berechtigung, als diese Substanz eine große Ähnlichkeit mit der Muskelsubstanz besitzt, soweit ihre chemischen Eigenschaften in Betracht kommen. Und so hat man auch das Blut als fließendes Fleisch (chair coulante) bezeichnet, und das ist nicht einmal ein Bild, sondern volle Wahrheit. Die Muskelsubstanz besteht nämlich ebenso wie das Blut aus kugeligen Körperchen. In dieser Flüssigkeit schwimmen die Körperchen getrennt voneinander, während sie im Muskel angehäuft sind und einen organischen festen Körper bilden. Nach dem Tode gerinnt das Blut durch Annäherung der Körperchen. Gleichzeitig zieht sich das Muskelgewebe zusammen durch Annäherung seiner welligen Falten. Unter diesem Umstande wirkt in beiden Fällen in gleicher Weise der Ausfall der Ursache, die die elementaren Körperchen voneinander trennt, d. h. der Abstoßung der kleinsten Teilchen. Wir haben uns oben durch direkte Versuche überzeugt, daß der Übergang zwischen den Erscheinungen der Kontraktion, und denen der Gerinnung fast unmerklich ist. Wir haben nämlich gesehen, daß das korpuskuläre Muskelgewebe, dessen Falten infolge schwacher Alkaliwirkung verschwunden sind, sich aufs neue falten oder einkrümmen kann bei Zusatz von Säuren, während dasselbe Gewebe, dessen Körperchen infolge stärkerer Alkaliwirkung sich voneinander getrennt halten, eine organische Flüssigkeit bildete, die lediglich die Fähigkeit besitzt, sich durch Gerinnung zu verdichten. Es unterliegt also keinem Zweifel, daß die beiden Erscheinungen der Einkrümmung und der Gerinnung nahe miteinander verwandt sind und auf derselben Grundlage beruhen. Es ist nur noch zu entscheiden, worin das gemeinsame Band liegt, das diese beiden Erscheinungen miteinander verbindet.

Die Blutkörperchen stehen im Leben niemals in unmittelbarer Berührung miteinander. Nach dem Tode aber, wenn

das Blut aus dem Gefäße abgezapft wird, ballen sich die Blutkörperchen zusammen und bilden so eine feste organische Masse. Das ist der Vorgang der Gerinnung. Er hängt offenbar von der Anziehung ab, die die Blutkörperchen aufeinander ausüben. Ich wollte sehen, ob diese Art von organischer Masse fähig wäre, sich wie das Muskelgewebe zu kontrahieren. Ich brachte einen Tropfen Froschblut in Wasser, das in einem Glasschälchen enthalten war. Dieses Bluttröpfchen gerann unter Bildung einer durchsichtigen Membran, die den Boden des Gläschens auskleidete. Man konnte die Membran entfernen und sie im Wasser bewegen, ohne daß die Körperchen ihren Zusammenhang verloren. Fügte ich dem Wasser einen Tropfen Salpetersäure hinzu, so sah ich unter dem Mikroskop, wie die Membran sich durch beträchtliche Annäherung der Körperchen, aus denen sie bestand, zusammenzog. So ist also die feste Masse, die durch die Koagulation der Blutes gebildet wird, fähig, die einfachste Art der Kontraktion auszuführen, d. h. die Zusammenziehung durch allgemeine Annäherung der Körperchen aneinander. Dasselbe weist aber die zweite Art der Kontraktion niemals auf, d. h. die wellige Einkrümmung, die von der einseitigen Annäherung der Körperchen herrührt. Diese zweite Art der Kontraktion scheint wesentlich von der Nervenkraft abzuhängen, die dem festen Körper, der bei der Gerinnung sich bildet, abgeht.

Die realen Eigenschaften der Flüssigkeiten sind wenig bekannt. Nach dem, was wir oben gesehen haben, scheint es, daß die Abstoßung der Körperchen oder vielmehr die Fähigkeit, die die Körperchen besitzen, sich voneinander entfernt zu halten, die hauptsächlichste Lebenseigenschaft der Flüssigkeiten ist, weil die Trennung der Körperchen voneinander im allgemeinen mit dem Tode erlischt. Kontraktilität fehlt notwendigerweise den Flüssigkeiten. Sie kann nur bei festen Körpern vorkommen. Was die Nervimotilität anbelangt, so wissen wir nicht, ob sie auf die letzteren beschränkt ist. Wir haben gesehen, daß bei Pflanzen die Nervenkraft mit Hilfe einer organischen Flüssigkeit übermittelt wird, und es ist dabei nicht sicher, ob es sich bei den Tieren nicht ebenso verhält, ja es scheint sogar sehr wahrscheinlich, daß die Erzeugung von Nervenkraft die physikalische Eigenschaft ist, die im Leben der Flüssigkeit in den Bläschen des Gehirns vorkommt, jenen Zellen, die vielleicht unter diesem Gesichtspunkte nicht verschieden sind von denen, die die Organe mancher Fische zusammensetzen.

Was wir eben betreffs der Ähnlichkeit in der organischen Zusammensetzung der festen Körper und der Flüssigkeiten des Organismus gesehen haben, könnte zu der Ansicht führen, daß die kugeligen Bläschen, die im Blute enthalten sind, sich dem Gewebe der Organe einfügen können und sich dort festsetzen, um deren Zuwachs und Regeneration zu vermitteln, so daß die Änderung in einem wirklichen Einschieben (Interkalation) von fertigen Zellen geringster Dimension bestände. Diese Meinung, so fremdartig sich auch anmuten mag, ist trotzdem sehr gut begründet, denn die Beobachtung spricht zu ihren Gunsten. Ich habe oft Blutkörperchen gesehen, die aus dem Kreislaufe heraustraten, still hielten und sich im organischen Gewebe festsetzten. Ich war Zeuge dieser Erscheinung, die ich nicht im entferntesten vermutet hätte, als ich die Bewegung des Blutes in dem sehr durchsichtigen Schwanze der jungen Larve der Geburtshelferkröte unter dem Mikroskope beobachtete. Arterien verbreiten sich in großer Zahl im Bogen im durchsichtigen Teile des Schwanzes dieser Kaulquappe. Diese Arterien hängen unmittelbar mit den Venen zusammen, so daß hier gar keine Unterscheidung möglich ist, und keine Grenzlinie zwischen dem arteriellen und venösen Kreislaufe besteht. Das Blut, dessen Körperchen deutlich zu sehen sind, weil sie eine beträchtliche Größe besitzen, läßt eine Strömung erkennen, deren Bewegung von der Entfernung aus dem Herzen bis zur Rückkehr in dieses keine Unterbrechung erleidet. Zwischen den Krümmungen, die von dem Gefäße gebildet werden, liegt ein sehr durchsichtiges Gewebe, in dem viele Granulationen von der Stärke der Blutkörperchen zu sehen sind. Nun habe ich bei Beobachtung der Blutbewegung oft gesehen, wie ein einzelnes Blutkörperchen seitwärts aus dem Blutgefäße entschlüpfte und sich in das durchsichtige Gewebe, von dem soeben die Rede war, hinein bewegte und zwar mit einer Langsamkeit, die auffällig im Gegensatze zur Schnelligkeit des Blutstromes stand, dem das Körperchen entkommen war.

Bald darauf hörte das Blutkörperchen auf, sich zu bewegen, und blieb fest im durchsichtigen Gewebe liegen. Nun war es beim Vergleiche mit den Granulationen dieses selben Gewebes leicht zu sehen, daß es sich in keiner Weise von ihnen unterschied, so daß es nicht zweifelhaft sein konnte, daß die halb durchsichtigen Granulationen gleichfalls Blutkörperchen waren, die früher sich dort festgesetzt hatten. Auf welchem Wege entkommen nun die Körperchen dem Blutstrome?

Das ist nicht leicht zu entscheiden. Vielleicht haben die Gefäße seitliche Öffnungen, durch die das Blut seine Elemente in die Gewebe der Organe hinaustreten lassen kann, vielleicht wäre die Bewegung dieser Körperchen anfangs verlangsamt und später völlig gehemmt worden, weil sie in zu enge Gefäße hineingelangt waren. Wie man nun auch dieses Festsetzen der Blutkörperchen erklären mag, die Tatsache bleibt auf jeden Fall sicher gestellt, und ich habe sie zu oft beobachtet, um glauben zu können, daß es sich um eine zufällige Erscheinung handelt. Dieses Festsetzen der Kügelchen ist unzweifelhaft eine Erscheinung, die in der lebenden Natur Regel ist, das erklärt die große Rolle, die die Blutkörperchen bei der Ernährung spielen. Es sind umherschweifende Zellen, die sich schließlich irgendwo festsetzen und dem Gewebe der Organe einfügen, und diese bläschenförmigen und mikroskopischen Zellen, die die Gewebe aller Organe bilden, sind im allgemeinen auch nur so groß wie die Blutkörperchen bei Wirbeltieren. *Leuwenhoeck* spricht das ausdrücklich aus, bezüglich des Lebergewebes beim Schafe und bei der Kuh*). Meine Beobachtungen haben mir dieselbe Tatsache bezüglich anderer Organe gezeigt. Bei den Mollusken sind die mikroskopischen Zellen unvergleichlich größer als die Blutkörperchen, die in dem Blute dieser Tiere enthalten sind. Das kann daher rühren, daß sie sich nach ihrer Festsetzung weiter entwickelt haben. Im übrigen erklärt diese Festsetzung, warum diese Blutkörperchen aus dem Blute einer längere Zeit hungernden Kaulquappe verschwinden. Dieses Verschwinden lehrt gleichzeitig, daß diese Körperchen von Nahrungsstoffen abstammen. Auch hat *Leuwenhoeck* sie reichlich im Chylus gefunden. Das kann zur Ansicht führen, daß diese bläschenförmigen Kugeln fertig gebildet in den Organismus eintreten. Die Nahrungsstoffe, die durchweg organische Substanz sind, bestehen wesentlich aus diesen Kugeln, und die Verdauung ist vermutlich nichts anderes als ihre Trennung unter dem Einflusse der Verdauungssäfte. Diese Beobachtungen werden ohne Zweifel für das geeignete System der organischen Muskeln von *Buffon* zu sprechen scheinen. Ein System, das ich bei weitem nicht insgesamt vorzunehmen vermag, dessen Grundlage aber immer durch die oben besprochene Tatsache gestützt zu werden scheint. An dieser Stelle muß ich an das erinnern, was ich oben bezüg-

*) Transactions philosophiques, 1674.

lich des organischen Gewebes der Pflanzen gesagt habe. Wir sahen, daß diese Organismen vollständig aus Zellen und aus Zellderivaten bestehen; ferner, daß diese bläschenförmigen Organe einfach einander berühren und durch eine Kohäsionskraft zusammenhängen, daß sie aber keineswegs in ihrer Gesamtheit ein wirklich einheitliches Gewebe bilden, so daß der Organismus aus einer unendlich großen Zahl von mikroskopischen Bausteinchen gebildet zu sein schien, die einander nur berühren. Die Beobachtungen, die wir eben über die Tiere gemacht haben, tragen zweifellos dazu bei, die zuerst ausgesprochene Auffassung zu bekräftigen, und sie wird noch weiter begreiflich durch die so merkwürdigen Beobachtungen von *M. Bory de Saint Vincent* über die Astrodien, die sich aus einzelnen Gliedern zusammensetzen, die sich aneinander reihen, so daß diese merkwürdigen Tiere augenscheinlich die Erscheinung der Zusammensetzung aus einzelnen Körperchen erkennen lassen, die bei anderen Organismen im Innern ihrer Gewebe verborgen ist.

Anhang.

Der gewaltige Eifer, mit dem die Natur heutzutage von allen Seiten erforscht wird, versetzt die Gelehrten in die Notwendigkeit, ihre Entdeckungen sofort zu veröffentlichen, wollen sie nicht Gefahr laufen, durch fleißigere Beobachter um die Ehre gebracht zu werden, die damit verknüpft ist. Aber diese Hast veranlaßt zur Veröffentlichung von unvollständigen und oft fehlerhaften Arbeiten. Dieses letztere Bedenken hat mich veranlaßt, die Veröffentlichung der Entdeckung über den Mechanismus der Muskelkontraktion einige Monate lang zurück zu halten. Während dieser Zeit haben zwei hervorragende Beobachter, die Herren *Prevost* und *Dumas*, sich mit Untersuchungen über denselben Gegenstand befaßt und sind auf anderem Wege zu den gleichen Resultaten gelangt wie ich. Die Arbeit dieser beiden Forscher, die der Société philomatique und der Akademie der Wissenschaften im Juli und August 1823 unterbreitet worden war, erschien im Auszuge im Septemberhefte des Bulletin des séances, ein Heft, das Mitte November in meine Hände gelangte. Zu dieser Zeit war aber meine Arbeit schon fertig geschrieben, und ich glaubte, sie veröffentlichen zu müssen, ohne irgend etwas daran zu ändern, mit dem einzigen Vorbehalte, diesen Anhang hinzuzufügen, in dem ich die Entdeckung

der Herren *Prévost* und *Dumas* mitteilen werde, und die Theorie, die sich daraus ableitet. Die Arbeit dieser beiden Forscher ist vollständig in der Oktobernummer des Journal de physiologie expérimentale veröffentlicht worden.

Die Herren *Prévost* und *Dumas* legten nun unter das Mikroskop einen Froschmuskel, der dünn genug war, um seine Durchsichtigkeit zu bewahren, lösten dann durch einen galvanischen Strom Zuckungen aus und sahen dabei, wie die Fasern sich momentan zickzackförmig krümmten und durch Krümmung die Verkürzung des Organs herbeiführten. Sie haben gleichzeitig die Beobachtung gemacht, daß die letzten Verzweigungen der Nerven die Richtung der Muskelfasern rechtwinkelig schneiden, und daß an ihrer Ansatzstelle immer die Anfangspunkte (sommets) der Krümmung lagen, die die Muskelfasern bei der welligen Kontraktion bilden. So haben *Prévost* und *Dumas* ebenso wie ich gesehen, daß die Kontraktion der Muskelorgane in einer welligen Einkrümmung ihrer Elemente besteht, und das Datum der Veröffentlichung dieser Entdeckung sichert ihnen unbestreitbar das Eigentum zu, obwohl ich meinerseits dieselbe Entdeckung mit Hilfe anderer Versuche gemacht habe. Auf jeden Fall werden alle, die meine Arbeit, und die von *Prévost* und *Dumas* mit Aufmerksamkeit durchlesen, sehen, daß sie verschiedene Tatsachen, wenn auch der gleichen Art enthalten. Ich werde hier versuchen, die Scheidung dessen festzustellen, was mir gehört, und dessen, was *Prévost* und *Dumas* bei der Entdeckung des Mechanismus der Muskelkontraktion zukommt.

Prévost und *Dumas* haben die wellige Einkrümmung der Muskelfaser beobachtet. Eine Einkrümmung, die große Ähnlichkeit hat mit der des Stiels der Vorticellen, die ich in Fig. 28 bei *a* abgebildet habe. Ich meinerseits habe nur die halbkreisförmige Einkrümmung dieser Faser beobachten können nach Ablösung aus dem lebenden Gewebe und Versetzung in einen Wassertropfen. Ich glaubte, aus dieser Beobachtung schließen zu können, daß die halbkreisförmigen Einkrümmungen der Faser an der Verkürzung des Muskels Anteil hat, und daß sie das Hilfsmittel für diese Kontraktion darstellt. Mit dem Ausdrucke Kontraktion bezeichne ich den Vorgang, mittels dessen sich die Muskelfaser verkürzt und gleichzeitig dicker wird, ohne ihre geradlinige Gestalt zu verlieren. Nun habe ich gezeigt, daß die Kontraktion der Faser ihre Ursache hat in der außerordentlich feinen Faltung oder der welligen

Einkrümmung der Fibrillen und des korpuskulären Gewebes, aus denen die Muskelfaser zusammengesetzt ist. In dieser Richtung gehen meine Beobachtungen über die von *Prévôst* und *Dumas* hinaus. Diese Beobachtungen betrachten als Kontraktion nur die wellige Einkrümmung der Muskelfaser als Ganzes. Ich habe wohl beobachtet, daß diese Faser sich ohne jede Krümmung verkürzt, sehe aber diese Verkürzung als den Effekt jener Eigenschaft an, die *Haller* als Elastizität der Faser bezeichnet, und *Bichat* als Kontraktilität des Gewebes. Im übrigen versuchen sie aber gar nicht, sich über den Mechanismus Rechenschaft zu geben, mit dessen Hilfe die Elastizität in Wirksamkeit tritt. Sie nehmen in der Muskelfaser einen Ruhezustand an, der eintritt, wenn keine Ursache zur Verlängerung vorhanden ist. Nach diesen Beobachtungen ist also die Faser nur wenn sie bei der elastischen Verkürzung den Ruhezustand erreicht hat, imstande, sich wellig einzukrümmen und sich so von neuem zu verkürzen; diese letztere Erscheinung allein bezeichne ich als Kontraktion. Soweit ist alles an dieser Darlegung der Tatsache richtig; nur in der theoretischen Bedeutung liegt der Fehler. *Prévost* und *Dumas* haben ihre Untersuchungen nicht weit genug fortgeführt und nicht gesehen, daß die Verkürzung der Faser ohne jede Biegung (flexion) auf der welligen Einkrümmung des inneren Gewebes dieser Fasern beruht, daß sie sich durch die Entfaltung des Gewebes streckt und sich unter Beibehaltung der geradlinigen Gestaltung verkürzt. Hat diese innere Faltung ihren Höhepunkt erreicht, so kann die Faser sich nicht auf diese Weise weiter verkürzen und befindet sich im Ruhezustande nach der sehr unzutreffenden Ausdrucksweise von *Prévost* und *Dumas*. Jetzt erst beginnt das Auftreten einer zweiten Erscheinung, nämlich einer welligen Einkrümmung der Faser selbst, die sich nun mehr unter Verlust der geradlinigen Gestalt verkürzt, und zwar durch einen Mechanismus, der ganz dem entspricht, der bei Verkürzung ohne Verlust der Geradlinigkeit mitspielte. Der ganze Unterschied ist der, daß im ersten Falle die Erscheinung von der Faser äußerlich, im letzteren innerlich sich abspielt. Nun stammt die Beobachtung der ersteren dieser Erscheinung von *Prévost* und *Dumas*. Die der zweiten gehört ausschließlich mir an. Aus der Gesamtheit dieser Beobachtungen läßt sich die vollständige Erklärung des Mechanismus der Muskelkontraktion ableiten. Im übrigen sind *Prévost* und *Dumas*, weil sie die Kontraktion der gerad-

linig bleibenden Fasern von einem falschen Gesichtspunkte aus betrachtet haben, dazu gekommen, sie als Folge einer einfachen, vom Leben gewissermaßen unabhängigen elastischen Kraft anzusehen. Die Einkrümmung des inneren Gewebes der Fasern ist ebenso ein Lebensphänomen wie die Einkrümmung der Gesamtheit ihrer Masse. Sie ist, was die Ursache anbetrifft, wesentlich verschieden von der Kontraktilität des Gewebes oder der Fähigkeit der völlig abgestorbenen Fasern, sich zusammen zu ziehen, wenn man sie nach einer passiven Dehnung sich selbst überläßt. Diese letzte Erscheinung hängt, wie ich dargelegt habe, von der Elastizität ab, mit deren Hilfe die Elemente der Faser bestrebt sind, einen bestimmten Krümmungszustand einzuhalten, den ich infolge des Erlöschens der Lebenskraft angenommen habe, was seinerseits die Ursache der wechselseitigen Anziehung der Körperchen aufzuheben scheint. Die Kontraktilität des Gewebes nach dem Tode ist also Folge einer festen und dauernden elastischen Eigenschaft, während die vitale Kontraktion der Faser ohne Verlust der Geradlinigkeit die Folge eines elastischen Zustandes ist, der in seiner Stärke Veränderungen erfährt und sogar vollständig verschwinden kann, wenn Erschlaffung eintritt. *Prévost* und *Dumas* haben beobachtet, daß die Kontraktion der membranförmigen Muskelorgane, wie sie zum Beispiel in den Wandungen des Verdauungskanales sich finden, durch Verkürzung der Fasern ohne Verlust der Geradlinigkeit erfolgen. Sie haben daraus geschlossen, daß die Kontraktion dieser Organe im direkten Gegensatze zu der der lokomotorischen Muskeln steht. Man muß erstaunen, daß eine so gewagte Behauptung von Forschern ausgesprochen werden konnte, die die Natur von mehr als einer Seite zu betrachten gewohnt, wissen müssen, wie fix Einheit Gleichförmigkeit der letzten Ursachen mit Verschiedenheit und Mannigfaltigkeit der Ergebnisse verbindet. So hätte schon a priori vermutet werden müssen, daß es keinen wesentlichen Unterschied gibt zwischen der Kontraktion der lokomotorischen Muskeln und der unwillkürlichen Bewegung. In dem einen wie in dem andern Falle hängt die Kontraktion von der Krümmung des Muskelgewebes ab. In beiden Fällen besteht ein elastischer Zustand, dessen Ursache eine vitale ist. Das ist die Vorstellung, die man sich von der welligen Einkrümmung des inneren Gewebes der Muskelfaser machen muß und auch von der welligen Einkrümmung der Faser selbst. Tatsächlich hat uns die Beobachtung der Krümmung bei den

Pflanzen deutlich gezeigt, daß dieser Zustand auf die Entwicklung einer elastischen Kraft zurückzuführen ist. Wir hatten die Analogie zwischen der Einkrümmung bei der Pflanze und beim Tiere festgestellt, und bei der Untersuchung der Erscheinung dieser letzteren haben wir gesehen, daß sie im letzten Grunde auf einer gewissen Annäherung der Körperchen beruht. So wurde es uns klar, daß die Krümmung bei Pflanzen und Tieren auf der Entwicklung einer elastischen Kraft beruht, die ihrerseits ihre Ursache in gewissen molekularen und korpuskulären Erscheinungen hat. Die Muskeln wirken infolgedessen wie Fasern. Aber diese Fasern haben einen ganz eigenartigen Bau und Mechanismus, von dem man sich leicht eine Vorstellung machen kann. Bei der Faser muß man zwei Dinge in Betracht ziehen, ihre Lage und ihre elastische Kraft, mit der sie die Lage zu bewahren oder wieder zu erlangen suchen; wenn sie aus ihr entfernt werden. Ein Arbeiter, der eine Stahlfeder herstellen will, beginnt damit, daß er ihr eine bestimmte Lage gibt; d. h. jenen Zustand der Streckung oder Krümmung, den die Feder im Ruhezustande haben soll. Dann gibt er ihr mit Hilfe einer Presse die elastische Kraft, die ihr die Neigung gibt, in ihrer Lage zu verharren, und dahin zurückzukehren, wenn sie daraus entfernt wurde. Nun sind die Muskelfasern feste Körper, die unter dem Einflusse gewisser innerer oder äußerer Ursachen, entweder in ihrer gesamten Masse oder in ihren inneren Elementen eine gekrümmte Lage einnehmen mit einer bestimmten elastischen Kraft, die ihr die Neigung verleiht, in jener zu verharren. So ist dann die Muskelkontraktion eine wirklich elastische Erscheinung. Aber sie beruht auf einer elastischen Kraft, die erst mit der gekrümmten Lage entsteht und vergeht. Da nun die elastische Kraft in letztem Grunde eine molekulare Erscheinung ist, so folgt daraus, daß auch die Kontraktion im letzten Grunde auf der Wirkung der Moleküle oder der Körperchen, aus denen die organischen Gewebe bestehen, zurückzuführen ist. Diese Theorie steht in vollem Gegensatze zu der von *Prévost* und *Dumas*. Diese beiden Forscher haben beobachtet, daß die feinsten Verzweigungen der Nerven die Richtung der Muskelfasern rechtwinklig schneiden, und glaubten, daß der galvanische Strom, der in den Nervenfasern erzeugt wird, die Annäherung dieser Fasern bewirkt infolge ihrer gegenseitigen Anziehung, und daß jene Fasern somit die Muskelbündel, an denen sie befestigt sind, mit sich reißen, woher dann die Fal-

tung der Fasern kommen soll. Nach dieser Hypothese wären die Nerven die einzigen Organe der Kontraktionsbewegung, und die Muskelfasern träge Organe, die lediglich dazu bestimmt seien, Nervenfasern einander zu nähern. Es ist klar, was alles gegen die Annahme einer solchen Hypothese spricht, wenn es auch nicht bewiesen ist, daß sie unbedingt abzulehnen sei. Wenn aber auch die Hypothese hinfällig wird, so bleibt doch die Tatsache bestehen, auf die man glaubt, sie gründen zu können, und diese Entdecknng genügt für den Ruhm ihrer Antoren, denen die Wissenschaft schon viel verdankt, und die sie tagtäglich mit neuen wichtigen Arbeiten bereichern.

Ich benntze die Gelegenheit, einen Anhang meinem Werke beizufügen, um die Ansicht eines sehr gelehrten Forschers über pflanzliche Reizbarkeit zn besprechen. Ich hatte zunächst den Entschluß gefaßt, nicht davon zu reden in der Meinung, daß die von mir dnrch Beobachtnngen festgestellte Tatsache zur Bekämpfung einer rein theoretischen Anschaunng genügen würde, ohne daß die Notwendigkeit vorliege, in dieser Richtung in eine Disknssion einzutreten. Doch habe ich gefühlt, daß es nötig wäre, meine erste Anschauung über diesen Gegenstand zu ändern, denn obwohl die Tatsachen in der Wissenschaft alles sind, so ist doch die Antorität nicht ganz ohne Einfluß. Ich werde also hier kurz die Anschauung von *Lamarck* über die Reizbarkeit besprechen. Dieser berühmte Forscher behauptete in seiner Einleitung znr Naturgeschichte der wirbellosen Tiere, einen deutlichen Gegensatz zwischen tierischen und pflanzlichen Bewegnngen aufstellen zu können. Er drückt sich folgendermaßen aus (Kap. 3): »Die Pflanzen sind lebend nicht reizbare Körper, deren Eigentümlichkeiten ist: erstens die Unfähigkeit, plötzlich und wiederholt irgendwelche ihrer Organe zu kontrahieren, und mit Hilfe dieser Teile plötzliche oder augenblickliche Bewegungen anszuführen, die sich so oft wiederholen, wie der sie erzeugende Reiz es veranlaßt.« Von diesem Prinzip ausgehend, behauptet er, daß keine der pflanzlichen Bewegungen auf Reizbarkeit bernht, und daß es nur eine Spannungs- oder Erschlaffungsbewegung der Pflanze ist, die von der Verdunstung gewisser flüssiger Stoffe herrührt, die die Anschwellung der Zellen zu vermitteln aufhören. Er behauptet, daß keines der Organe der Sinnpflanze sich bei der Berührung kontrahiert, sondern daß die Bewegung, die man sie ausführen sieht, Entspannungsbewegungen der Gelenke sind, ohne daß irgendeine der Dimensionen der Pflan-

zen eine Veränderung erlitt, was seiner Ansicht nach einen scharfen Unterschied zwischen diesen Bewegungen und denen der tierischen Reizbarkeit ausmacht, da bei diesen letzteren offenbar Dimensionsveränderungen des kontrahierten Teiles mitspielen. Indem er nun nach denselben Grundsätzen den Gegensatz, den er zwischen tierischer Reizbarkeit und den Bewegungen der Pflanzen aufstellt, erklärt *Lamarck* es für einen wesentlichen Unterschied zwischen den beiden Gruppen von Erscheinungen, daß bei den Tieren die Reizbarkeit sich immer gleich bleibt, solange das Tier lebt, und daß die Kontraktion sich so oft wiederholen kann, als die auslösende Ursache sie hervorruft, während bei den angeblich reizbaren Pflanzen die Wiederholung einer Berührung oder eines Stoßes keine Bewegung hervorrufen kann, wenn die Beugung des Gelenkes vollständig erfolgt ist.

Nach dieser Auseinandersetzung beziehen sich die scharfen Unterschiede, die *Lamarck* über die Reizbarkeit der Tiere und der Pflanzen aufstellen zu können glaubt, auf folgende Punkte. 1. Die Bewegungen der Pflanzen sind nichts anderes als Beugungen von Gelenken. Es gibt bei ihnen keine wirkliche Kontraktion oder Verkürzung von Organen. 2. Diese Bewegungen können nicht wiederholt hervorgerufen, d. h. nicht mehrere Male nacheinander ausgelöst werden.

Einige Worte reichen hin, diese Behauptungen zu widerlegen: Zunächst ist es ein Irrtum, die Bewegung der Mimose als Beugung von Gelenken zu betrachten. Man hat bei Blättern als Gelenke die Stelle bezeichnet, an der sie sich normalerweise vom Stengel ablösen, wenn das Ende ihres Lebens erreicht ist. Nun findet die Bewegung der Mimosenblätter nicht an dieser Stelle statt, sondern an einem angeschwollenen Teile des Blattstieles, der den Gelenken benachbart ist, und die ich als Polster (bourrelet) bezeichnet habe. Durch elastische Krümmung dieses Polsters findet die Bewegung des Stieles und des Blattes statt. Es ist also nicht, wie *Lamarck* meint, eine Gelenkbewegung. Dasselbe ist von der Bewegung der Fiederstrahlen und der Blättchen der Sinnpflanze zu sagen. Diese Bewegungen sind gleichfalls keine Gelenkbewegungen. Sie finden auch nur in den Polstern statt, weil diese Organe allein den für die Ausführung der Bewegung notwendigen Bau besitzen.

Herr *de Lamarck* behauptet, daß es bei Pflanzenteilen keine wirkliche Kontraktion oder Verkürzung gibt, die Beob-

achtung widerlegt auch diese Behauptung. Wir haben gesehen, daß bei Ypomaea sensitiva die Nerven der Blumenkrone ohne Verkürzung eine Kontraktion aufweisen, die sich in nichts von der Muskelfaser unterscheiden. Denn sie besteht gleichfalls in einer wellenförmigen Krümmung. Die Tatsache, daß sich die Blumenkrone von Ypomaea kontrahiert, war allerdings der wissenschaftlichen Welt unbekannt, da ich sie zuerst im Einverständnis mit Herrn *Turpin*, des ersten Beobachters dieser Erscheinung, beschrieben habe. Alle Welt kannte dem Wesen nach durchaus ähnliche Erscheinungen, die sich an der Blumenkrone von Convolvulus oder bei der Jalappa zeigen, die sich durch wellenförmige Krümmung falten bei Annahme der Tag- und der Nachtstellung. Aber was *Lamarck* zur Aufstellung der Analogie dieser Bewegung mit der tierischen Reizbarkeit fehlte, war die Kenntnis des Mechanismus dieser letzteren, der gleichfalls in einer wellenförmigen Krümmung besteht.

Schließlich wirft *Lamarck* ein, daß die Bewegung der Pflanzen nicht zu wiederholten Malen hervorgerufen werden könne. Dieser Einwurf wird von selbst hinfällig durch folgende einfache Überlegung. Die Krümmung kann ein zweites Mal erst hervorgerufen werden, wenn sie zu bestehen aufgehört hat, d. h. wenn sie durch Streckung oder Erschlaffung ersetzt ist, wie man sich gewöhnlich ausdrückt. Stets nun erfolgte bei Pflanzen die Streckung oder Erschlaffung wohl lange Zeit nach Ausführung der Krümmung, so daß das Organ lange Zeit gekrümmt bleibt, während bei Tieren die Streckung oder Erschlaffung der Fasern unmittelbar nach dem Vorgange der wellenförmigen Krümmung oder Kontraktion eintritt, so daß zwischen diesen beiden Erscheinungen fast gar keine Zeit vergeht; daher kommt es, daß bei Tieren die Kontraktion oder wellige Krümmung mehrmals in sehr kurzen Intervallen hervorgerufen werden kann, während das bei der Pflanze nur in großen Zeitintervallen möglich ist. Man muß warten, bis Krümmung der Streckung gewichen ist. Ist es nun nicht klar, daß unter solchen Umständen die Länge der Zeit, die zwischen beiden Erscheinungen der Krümmung verfließt, keinen wesentlichen Unterschied zwischen der Reizbarkeit der Tiere und der Pflanzen bedeutet? Im einem wie im anderen Falle wurde die Bewegung zu wiederholten Malen ausgeführt, aber in verschiedenen Zeitintervallen.

Was die Hypothese von *Lamarck* anbelangt, daß die Bewegung der Pflanzen auf Erschlaffung der Zellen und infolge

der Verdampfung einer Flüssigkeit beruhen, so brauche ich, um ihren Mangel an Begründung klar zu machen, nur an folgenden Versuch zu erinnern, den ich öfters wiederholt habe. Wird die Sinnpflanze in Wasser getaucht, so bewegt sie ihre Blätter unter dem Einflusse von Stößen ebenso gut wie in Luft, sie zeigt gleichfalls die Erscheinung der Tag und Nachtstellung. Nun ist es klar, daß unter diesen Umständen weder Verdampfung, noch Erschlaffung der Zellen stattfinden kann.

Im Laufe dieses Werkes habe ich meine Anschauung mit großer Offenheit der mehrerer bedeutender Gelehrten gegenübergestellt, ich habe es getan ohne Furcht, sie zu verletzen, in der Überzeugung, daß jeder philosophische Naturforscher nur nach Wahrheit suchen darf, und daß er ihr nur mit Beifall entgegentreten kann, selbst dann, wenn sie seiner liebsten Vorstellung widerstreitet.

Synoptische Tafel

der verschiedenen Abarten der organischen Krümmung im Tier- und Pflanzenreiche.

A. Oszillatorische Krümmung, d. h. Krümmung, die spontan mit einem Streckungszustand oder einer entgegengesetzten Krümmung abwechselt.

1) Einfache Krümmung.
   a. Einfach oszillatorische Krümmung der Pflanzen: Krümmung und Streckung der Polster der Sinnpflanze, der Staubfäden von Cactus Opuntia und von Berberis vulgaris, sowie von Dionaea muscipula; entgegengesetzt gerichtete Krümmungen, aus denen der Pflanzenschlaf besteht; Bewegungen der Oszillarien.
   b. Krümmungen der Muskelfaser, am lebenden Tier und in Wasser nach Entfernung aus dem Organismus.

2) Wellige Krümmung.
   a. Wellige, oszillatorische Krümmung der Pflanzen und der Pflanzentiere. Faltung und Streckung der Blumenkrone von Ipomoea sensitiva, der Arme von Hydra und der Stiele von Vorticellen.
   b. Wellige, oszillatorische Krümmung der Muskeln; ihre Eigentümlichkeit besteht in der Geschwindigkeit des Ablaufs, in ihrer Kraft und ihrer Ausdehnung: dies ist die animalische und sensible Kontraktion im Sinne *Bichat*s, die Reizbarkeit im Sinne *Haller*s: sie besteht entweder in Faltung und Streckung der elementaren Bestandteile der Muskelfaser, die ihre geradegestreckte Gestalt beibehält, während sie an Dicke zunimmt, oder in Faltung und Entfaltung der Muskelfaser selbst, die sich dabei krümmt.
   c. Oszillatorische, wellige Krümmung von nicht muskulösen Organen; ihre Eigentümlichkeit besteht in ihrer Langsamkeit, geringen Kraft und Ausdehnung; dies ist die organische, nicht sensible Kontraktion im Sinne *Bichat*s: Faltung und Entfaltung nicht muskulöser Gewebe.

B. Bleibende Krümmung, d. h. Krümmung, welche nicht mit spontan eintretenden Streckungszuständen abwechselt.

1) Einfache Krümmung:

Einfache, bleibende Krümmung der Pflanzen: Krümmung der Fruchtklappen der Balsamine; Krümmung der verschiedenen Pflanzenteile zur Erreichung bestimmter, bleibender Orientierung.

2) Wellige oder mehrfache Krümmung:

a. Bleibende wellige Krümmung der Pflanzen: Krümmung der Ranken, die unter dem Einflusse der Lebenstätigkeit stattfindet und nach dem Tode und dem Eintrocknen der Pflanzen bestehen bleiben.

b. Wellige, bleibende Krümmung der Muskeln, die durch Abwesenheit der »Lebensursache« erfolgt: Faltung der Muskelfaser, die zur Kontraktion der Muskeln und dadurch zur Totenstarre der Glieder führt.

c. Wellige, bleibende Krümmung, die die Folge der vorhergehenden darstellt, von *Haller* »Elastizität der Faser«, von *Bichat* »Kontraktilität der Gewebe« genannt: besteht in der Faltung der toten Muskelfaser, wenn man sie nach gewaltsamer Verlängerung sich selbst überläßt.

Inhaltsverzeichnis.

Physiologische Untersuchungen über die Beweglichkeit der Pflanzen und der Tiere.

Anmerkungen.

René Joaquim Henri Dutrochet, geboren am 14. November 1776 in Néon, Depart. Poitou, stammte aus einer adeligen Familie des Indre-Departements, die während der Revolution ihr Vermögen verlor; um sich nun einen Unterhalt zu suchen, studierte *Dutrochet* Medizin nnd promovierte 1806 an der Pariser Fakultät; 1808 und 1809 machte er als Militärarzt den Feldzug in Spanien mit; sobald es ihm jedoch möglich wurde, gab er die Praxis auf, um in tiefer Zurückgezogenheit seinen physiologischen Studien zu leben; zunächst während einer Reihe von Jahren in der Touraine. Seit 1819 korrespondierendes Mitglied, sandte er der Akademie seine Abhandlungen, und als er 1831 ordentliches Mitglied wurde, zog er nach Paris, wo er jedoch nur die Wintermonate zu verleben pflegte. Ein heftiger Stoß an den Kopf verursachte ihm ein langwieriges Kopfleiden, an dem er zwei Jahre später, 4. Februar 1847, in Paris starb. — *Dutrochet* war auch in der tierischen Physiologie einer der eifrigsten Vorkämpfer der neueren Richtung, die in den zwanziger und dreißiger Jahren die alte vitalistische Schule zu verdrängen begann.

Die in vorliegendem Hefte herausgegebenen Abhandlungen sind in einem Buche enthalten, das im Jahre 1824 unter dem Titel: »Recherches anatomiques et physiologiques sur la structure intime des animaux et des végétaux, et sur leur motilité« erschien. In diesem Buche will *Dutrochet* den Nachweis führen, daß tierische und pflanzliche Reizbarkeit oder, wie er es nennt, »Nervimotilität«, allgemein verbreitete und wesensgleiche Erscheinungen sind, und daß ihre Äußerungen in beiden Reichen auf der gleichen Organisation und auf dem gleichen Mechanismus beruhen. Die allgemeine Auffassung der Reizerscheinungen, wie sie sich in den hier abgedruckten Abhandlungen ausspricht, zeichnet sich durch außerordentliche Klarheit aus, und hierin liegt recht eigentlich deren großer Wert. Wo freilich *Dutrochet* versucht hat, die Parallele zwischen den Erscheinungen bei

Tieren und Pflanzen bis in Einzelheiten auszuführen, gelangt er zu grundsätzlich falschen Anschauungen, die teils auf mangelhafter Methodik, teils auf unrichtigen Schlußfolgerungen beruhen. Doch sind der historischen Treue wegen auch die Abschnitte: »Observations sur l'anatomie des végétaux, et spécialement sur l'anatomie sensitive« und »Observations sur la structure intime des systemes vegetaux et musculaire, et sur le mécanisme de la conceutrations chez les animaux« mit aufgenommen worden.

1) *Zu S. 3.* Die große Klarheit, mit der *Dutrochet* einsieht, daß in der vergleichenden Physiologie die Frage nach dem Psychischen auszuschalten ist, bringt ihn zur Erkenntnis einer Einheit der Reizerscheinungen in der gesamten organischen Welt. Indem er, ohne das Problem des Bewußtseins zu berühren, sich auf die physische Seite dieser Vorgänge beschränkt, macht er ihre Behandlung im Rahmen der exakten Wissenschaften möglich. Es ist bemerkenswert, daß die Forderung von *Beer*, *Bethe*, *Üxküll* nach einer »objektiven Nomenklatur in der Physiologie des Nervensystems« (Biol. Zentralblatt Bd. 19, 1899, S. 517 ff.) schon hier mit aller Deutlichkeit erhoben und zum Teil erfüllt ist.

2) *Zu S. 7.* Dieser anatomische Abschnitt ist nicht in demselben Maße wie die folgenden physiologischen Kapitel durch zutreffende Beobachtungen und Schlußfolgerungen ausgezeichnet. Doch ist hervorzuheben, daß die am Schlusse dargelegte Anschauung über den Zusammenhang der Zellen im Gewebe klar und richtig ist; doch wird ein breiter Raum durch die falsche Deutung der Chlorophyllkörner eingenommen, mit denen er zum Teil auch Gebilde ganz anderer Natur verwechselt, wie z. B. die Tüpfel in den Gefäßen, deren Natur *Mirbel* doch schon richtig erkannt hatte.

3) *Zu S. 34.* Diese Abhandlung befaßt sich mit drei Problemen: 1) der Mechanik der Bewegungsorgane, 2) der Fortpflanzung des Reizes, 3) der Wirkung des Lichtes auf die Reizbarkeit. In jedem dieser drei Punkte bringen die *Dutrochet*schen Untersuchungen einen wesentlichen Fortschritt, wenn sie auch nicht abschließend sein konnten. Richtig erkannt hat *Dutrochet*, daß die mechanische Bedingung der Bewegung in einer positiven Spannung der peripheren Gewebe gegen die zentralen Gewebe des Polsters besteht; daß ferner das Bestehen dieser Spannung mit dem Vorhandensein genügenden Wasservorrats in Zusammenhang steht, wenn er sich auch von der

Art dieses Zusammenhanges begreiflicherweise kein klares Bild machen konnte. Soviel läßt sich aus den Resektionsversuchen und den Beobachtungen an isolierten Polsterhälften entnehmen. Darüber hinaus ist aber *Dutrochet* über die Rolle der Polsterhälften nicht zur Klarheit gelangt. Er findet, daß die Abwärtsbewegung auf der Herstellung eines zeitweiligen relativen Übergewichtes der oberen Polsterhälfte beruht, und hält die scheinbare Aktivität dieser Hälfte für eine wirkliche, während der physiologisch aktive Teil doch nur die untere Polsterhälfte ist, deren Turgordruck infolge der Reizung herabgesetzt und dann wieder auf die frühere Höhe zurückgeführt wird. Aus den Versuchen über Reizleitung ist als sicheres Ergebnis die Tatsache hervorgegangen, daß sie mit hydrostatischen Druckschwankungen in Zusammenhang steht, wie des weiteren aus den Versuchen von *Pfeffer* und *Haberlandt* hervorgeht, in denen der Reiz sich über chloroformierte und abgetötete Strecken hinwegbewegte. Daß die anatomischen Untersuchungen *Dutrochets* für eine genauere Lokalisation der Leitungsbahn nicht genügen, hat *Haberlandt* (Das reizleitende System der Sinnpflanze 1890, S. 6) hervorgehoben. Über den gegenwärtigen Stand der Frage vgl. *Haberlandt*, l. c., *Fitting*, Jahrbücher für wiss. Botanik. 39. (1903.) S. 501 ff., *Pfeffer*, Pflanzenphysiologie, II (2. Aufl. 1904) S. 473 ff. Sehr beachtenswert sind *Dutrochets* Betrachtungen über Reizvorgänge im allgemeinen. Daß der von außen auf die Pflanze wirkende Reiz in der Pflanze eine für uns unsichtbare Reaktion, die Nervimotion *Dutrochets*, auslöst, die sich unter Umständen über lange Strecken hinweg fortzupflanzen vermag, und daß auf diese Weise eine verzweigte Reaktionskette entsteht, an deren Endpunkt schließlich die für uns sichtbare Reaktion auftritt, das alles bildet heute die Grundlage unserer Auffassung von den Reizerscheinungen. Hierin ist *Dutrochet* ein Vorläufer *Pfeffers*, der 50 Jahre später zum ersten Male die gesamten Bewegungserscheinungen der Pflanzen von diesem Gesichtspunkte aus behandelte. Übrigens würden wir heute gerade die Sinnpflanze nicht als günstiges Beispiel für diese Betrachtungen wählen, weil ein großer Teil der »nervimotorischen« Vorgänge sich durch hydrostatische Druckwirkungen ohne Mitwirkung des lebenden Protoplasmas abspielt, ja sogar an abgestorbenen Teilen stattfinden kann. Jedenfalls sind die eigentlich reizbaren Teile hier die unteren Polsterhälften. Doch treffen *Dutrochets* theoretische Betrachtungen in vollem Umfange für all

die zahlreichen Fälle zu, in denen wir es unzweifelhaft mit der Leitung heliotropischer, geotropischer und anderer Reize durch lebendes Protoplasma zu tun haben. Die Versuche über Starrezustände bringen wertvolles Tatsachenmaterial; sie werden richtig als Veränderungen im Zustande des Protoplasmas aufgefaßt; nur die Parallele mit der Asphyxie der Tiere ist nicht einwandfrei; es war damals die besondere Bedeutung der Sauerstoffatmung als Kraftquelle noch nicht erkannt.

4) *Zu S. 57.* Diesem Abschnitte kommt fundamentale Bedeutung zu durch die klare Erfassung aller Richtungserscheinungen als Reizwirkungen. Daß trotzdem noch spätere Forscher rein mechanische Deutungen dieser Vorgänge versucht haben, ist bekannt; vgl. *Pfeffer*, Die Reizbarkeit der Pflanzen. Verhandl. d. Versammlung deutsch. Naturforscher und Ärzte, 1893, S. 10, Pflanzenphysiologie, II (2. Aufl. 1904) S. 368. Demgegenüber fallen die irrtümlichen Auffassungen nicht allzuschwer ins Gewicht; sie rühren meist von dem Wunsche her, möglichst allgemeine Gesichtspunkte zu gewinnen, wobei *Dutrochet* mitunter über das Ziel hinausgeht. Nur die negativen Resultate betreffs des Hydrotropismus der Wurzeln beruhen auf mangelhafter Methodik. Dem zu großen Bestreben nach Verallgemeinerung fallen die verfehlten Versuche zur Last, Geotropismus, Eigenrichtung und Substratrichtung als den Ausdruck ein und derselben Art von Reizbarkeit darzustellen. Eigenrichtung der Seitenachsen haben wir inzwischen als Korrelationswirkung kennen gelernt, Substratrichtung der Schimmelpilze als Effekt des negativen Hydrotropismus. Nur eigentümliche Erscheinungen am Hypokotyl von Viscum sind bisher unseres Wissens nicht wieder untersucht worden; vielleicht liegt hier etwas ähnliches vor, wie *Elfving* bei Phycomyces beobachtet hat. Diese eigentümlichen Attraktionswirkungen fester Körper auf die Spongienträger beruhen vermutlich auf hydrotropischen Erscheinungen; vgl. *Pfeffer*, Pflanzenphysiologie, II (2. Aufl. 1904) S. 584. Daß die minimale Gravitationswirkung der umgebenden Körper in *Dutrochet*s Versuchen keine Rolle spielt, geht schon aus der Tatsache hervor, daß die Gravitation der Erde in jeder Richtung mit diesen Reizen interferieren kann, ohne eine Wirkung auszuüben.

Was den Zusammenhang zwischen Färbung und heliotropischen Eigenschaften anbelangt, so ist dieser ohne Zweifel vorhanden, jedoch von *Dutrochet* nicht von der richtigen Seite betrachtet worden. Er sagt an einer Stelle, daß die Färbung

der Ausdruck einer Eigentümlichkeit der inneren Organisation ist. An einer anderen Stelle meint er, daß die sichtbaren, quantitativen Unterschiede der Färbung zusammenfallen mit unsichtbaren, aber ähnlichen, also auch quantitativen Unterschieden der Nervimotilität. Es hat also den Anschein, als ob *Dutrochet* in Färbung und Richtungsbestreben einen doppelten Ausdruck eines inneren, unsichtbaren Organisationsunterschiedes auffaßt. Die zweifellos oft vorhandene Koexistenz zwischen Färbung und heliotropischen Eigenschaften ist nun zunächst als Anpassungscharakter zu erklären: wo an der Pflanze eine Farbe für eine bestimmte Funktion ausgebildet wird, da muß auch dafür gesorgt sein, daß das betreffende Organ ans Licht gebracht wird. Denn die Farbe als solche kann nur im Lichte wirken, gleichgültig, ob sie, wie das Chlorophyll, photochemischen Zwecken dient oder, wie die Blütenfarben, als Lockmittel für Insekten. Darum muß jedes gefärbte Organ, dessen Farbe eine Funktion zu erfüllen hat, entweder selbst oder durch seinen Träger einer entsprechenden heliotropischen Reaktion fähig sein. Damit steht nicht in Widerspruch, daß auch ungefärbte Organe mitunter heliotropisch reagieren, wie z. B. die Sporangienträger der Pilze: hier handelt es sich ausnahmsweise nicht darum, ein gefärbtes Organ zwecks Erleichterung seiner Funktion dem Lichte zuzuführen, sondern darum, den erst entlassenen Sporen günstigere Verbreitungsmöglichkeiten zu verschaffen. Damit steht anderseits nicht in Widerspruch, daß gefärbte unterirdische Organe, wie die Wurzel der Mohrrübe, ans Licht gebracht, jedenfalls nicht heliotropisch reagieren werden: das Karotin ist hier eben nicht um seiner Farbe willen da, die bei der Lebensweise seines Trägers nie zur Geltung kommt, sondern infolge irgendwelcher anderer physikalischer oder chemischer Eigenschaften.

Dutrochets Versuch, die Schlafbewegungen und die Reaktion auf Stoßreize bei Mimosa von einem einheitlichen Gesichtspunkte aus zu betrachten, scheitert schon an der Tatsache, daß es sich um zwei äußerlich ähnliche, aber in der Mechanik grundverschiedene Vorgänge handelt. Denn die Reaktion auf Stoßreiz erfolgt durch Erschlaffung der unteren Polsterhälfte, während bei der Ausführung der Schlafbewegungen beide, die untere sowohl wie die obere, tätig mitwirken.

5) *Zu S. 83.* Der letzte Abschnitt pflanzenphysiologischen Inhalts bringt im wesentlichen eine Wiederholung und Erweiterung der bekannten *Knight*schen Zentrifugalversuche. Wesentlich

nen ist die Beobachtung der Reizkrümmungen bei Rotation um eine schräge Achse; diese Methode ist neuerdings von *Fitting* mit vielem Erfolg zur Lösung geotropischer Probleme angewandt worden.

6) *Zu S. 97.* Dieser Abschnitt beansprucht nur historisches Interesse. Denn seine Grundannahme, daß nämlich die Muskelkontraktion auf der Krümmung der Fibrillen beruht, hat sich als falsch erwiesen; und die Methoden, mit deren Hilfe er die Physiologie der muskulösen Elemente erschließen will, sind zu roh; was *Dutrochet* beschreibt, sind im wesentlichen postmortale Quellungs- und Schrumpfungsvorgänge. Interessant ist jedoch, wie der Autor, von dem Grundgedanken der Einheit der organischen Natur beseelt, überall Analogien zwischen Tier und Pflanze zu finden sich bemüht.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

